Der Mendelismus

Richard Goldschmidt

Digitized by Google

Condit Library
BIOLOGY
LIBRARY
G

Digitized by Google

DEPARTMENT OF
GENETICS
PROPERTY OF
UNIVERSITY
OF CALIFORNIA
BERKELEY

Digitized by Google

Digitized by Google

UNIV. OF
CALIFORNIA

Der Mendelismus.

In elementarer Darstellung

von

Prof. Dr. Richard Goldschmidt,
Mitglied des Kaiser Wilhelm-Instituts für Biologie, Berlin-Dahlem.

II 104

Mit 15 Textabbildungen.

Berlin
Verlagsbuchhandlung Paul Parey
Verlag für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen
SW. 11, Hedemannstraße 10 u. 11
1920.

Digitized by Google

UNIV. OF CALIFORNIA

QH431 G7 BIOLOGY LIBRARY G

Alle Rechte, auch das der Übersetzung, vorbehalten.

Digitized by Google

UNIV. OF CALIFORNIA

Vorwort.

Die folgende kleine Schrift wurde 1918 im Internierungslager Fort Oglethorpe Ga. geschrieben, teils um den durch ein sinnloses und hysterisches Bücherverbot erzeugten Hunger nach geistiger Arbeit zu befriedigen, teils aus dem Wunsch, die Ergebnisse des interessantesten Zweigs der neueren Biologie einem weiteren Kreise zugängig zu machen. Dabei wurde in erster Linie an praktische Züchter und Landwirte, wie an solche Leser, die aus ärztlichen oder sozialen Gründen täglich mit der Frage der Vererbung in Berührung kommen, gedacht. Denn unglaublicherweise ist bei uns (leider im Gegensatz zu Amerika) bis zum heutigen Tage die Vererbungswissenschaft, die die Grundlage aller Tier- und Pflanzenzucht, aber auch Rassenhygiene bildet, noch kein anerkanntes Studienfach, weder an landwirtschaftlichen Hochschulen und Schulen, noch an Universitäten. In ganz Deutschland besteht nur eine einzige, wenig glänzend ausgestattete Professur für Vererbungswissenschaft an einer Landwirtschaftlichen Fakultät. Eine Folge davon ist, daß auch die Landwirtschaftslehrer in dem wichtigen Fach nicht ausgebildet werden und daher nicht imstande sind, für praktische Benutzung der Ergebnisse der Wissenschaft zu wirken. Die folgende Schrift soll nun die Möglichkeit bieten, mit den Grundzügen der Mendelschen Vererbungslehre ohne vorhergehendes Fachwissen bekannt zu werden; sie kann als Einführung zu den etwas schwieriger zu bewältigenden Lehrbüchern von Baur oder Goldschmidt dienen. Da es aber nötig ist, eine Wissenschaft erst als solche kennen zu lernen, ehe ihre praktische Anwendung gezogen werden kann, so ist die Darstellung nicht auf die praktische Anwendung selbst zugeschnitten, sondern erklärt die Gesetzmäßigkeiten als solche. Ihre Anwendung ergibt sich dann im großen ganzen von selbst.

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie
Berlin-Dahlem im Mai 1920.

Richard Goldschmidt.

515311

Digitized by Google

UNIV. OF CALIFORNIA

Inhalt.

		Seite
	Einleitung	5
I.	Die elementaren Tatsachen	6
	1. Der grundlegende Mendelfall	6
	2. Nomenklatur	8
	3. Mendeln mit mehreren Faktoren	9
	4. Dominanz	13
	5. Die Zahlenverhältnisse im einfachen Mendelversuch	16
	6. Die Ursache von Gametenreinheit und Spaltung	17
	7. Mendelnde Charaktere und Faktorenlehre	23
	8. Beispiel einer einfachen Bastardanalyse	25
II.	Spezialerscheinungen der Faktorenkombination	29
III.	Mutation	34
IV.	Weitere Entwicklung der Mendelschen Vererbungsgesetze	35
	1. Polymerie oder multiple Faktoren	35
	2. Gekoppelte Faktoren	42
	a) Geschlechtsbegrenzte Vererbung	43
	b) Unvollkommene Koppelung oder Faktorenaustausch	54
	3. Multiple Allelomorphe	62
V.	Spezialfälle	63
	1. Lethalfaktoren	63
	2. Geschlechtskontrollierte Vererbung	64
VI.	Allgemeines	65
VII.	Mendelismus und Abstammungslehre	67
	1. Allmähliche und sprunghafte Veränderung	67
	2. Zuchtwahl	68
	3. Anpassung	70
	4. Schützende Nachahmung (Mimetismus)	71
	5. Evolution und Bastardierung	72
VIII.	Mendelismus und Tier- und Pflanzenzucht	72
IX.	Mendelismus und Eugenik	74

Digitized by Google

UNIV. OF CALIFORNIA

Einleitung.

Der Name Mendelismus hat sich eingebürgert als eine Bezeichnung für den Teil der Erforschung des Vererbungsproblems, der sich in den von Gregor Mendel gewiesenen Bahnen bewegt. Dies Forschungsgebiet beschäftigt sich zunächst mit dem Wie der Übertragung der Eigenschaften von Eltern zu Kindern, greift aber dann in grundlegender Weise in alle Fragen ein, die sich um den Begriff Vererbung gruppieren. Vererbung ist die naturgeschichtliche Tatsache, daß die Nachkommen den Eltern gleichen. Und da die Nachkommen aus den Geschlechtszellen der Eltern sich entwickeln, so kommt die Erscheinung der Vererbung dadurch zustande, daß in den Geschlechtszellen all das vorhanden ist, was den sich entwickelnden Organismus seinen Erzeugern gleich werden läßt. Daraus ergibt sich ohne weiteres, daß im Vererbungsproblem zunächst zwei Teilprobleme zu unterscheiden sind: Einmal die Frage, was es ist, das den Geschlechtszellen mitgegeben wird, um ihnen die Fähigkeit zu verleihen, den Eltern Gleiches hervorzubringen, sodann die Frage, in welcher Weise die betreffenden Dinge, sagen wir, die Erbträger, wenn wir sie uns materiell denken, in den Entwicklungsgang eingreifen, um ihn spezifisch zu gestalten. Das letztere Problem wird allgemein zum Gebiet der Entwicklungsphysiologie gerechnet und liegt außerhalb des eigentlichen Bereichs des Mendelismus. Was das erstere Problem betrifft, so kann es auf verschiedene Weise in Angriff genommen werden. Als wichtigste und interessanteste Methode hat sich aber die Mendelsche erwiesen.

Wenn zwei absolut identische Individuen zur Fortpflanzung schreiten, oder ein völlig reinrassiges Individuum sich durch Selbstbefruchtung fortpflanzt, so kann das Produkt uns nichts weiter lehren, als daß es die Eigenschaften des oder der Eltern besitzt. Wenn aber die Eltern sich in irgend welchen Eigenschaften voneinander unterscheiden, etwa so, wie es beim Menschen stets der Fall ist, dann ist die Möglichkeit gegeben, die betreffenden differenten Eigenschaften in der Nachkommenschaft zu verfolgen und aus ihrem Verhalten eventuelle Rückschlüsse auf den Mechanismus ihrer Übertragung zu ziehen. Diesen Versuch einer Analyse

Digitized by Google

führt tatsächlich ein jeder aus, der bei einem Kind feststellt, welchem der Eltern, Großeltern usw. es in dieser oder jener Eigenschaft gleicht. Wenn wir nun eine jede Fortpflanzung, bei der die Eltern irgendwie erblich verschieden sind, sei es nun so verschieden wie Esel und Pferd, oder wie ein blonder und ein schwarzer Mensch, eine Bastardierung nennen, so ist die Bastardierung zweifellos die gegebene Methode, um den Mechanismus der erblichen Übertragung von Eigenschaften zu studieren. Viele hatten dies vor Mendel erkannt und versucht, aber erst Mendel gelang es durch eine geniale Analyse, die entscheidende Gesetzmäßigkeit zu finden.

Es ist heute auch in weiteren Kreisen bekannt, daß Gregor Mendel seine klassischen Versuche im Garten des Königsklosters zu Brünn mit Erbsen ausführte. Im Jahre 1865 veröffentlichte er seine kurze Mitteilung der Resultate, ein Muster einfacher Klarheit, in einer lokalen Zeitschrift. Obwohl sie manchem führenden Gelehrten seiner Zeit bekannt wurde, scheint niemand ihre Bedeutung erkannt zu haben; die Zeiten waren sichtlich noch nicht reif dafür, 10 Jahre vor Entdeckung des Befruchtungsvorgangs und der Geheimnisse der Zellteilung. Mendel selbst mußte als Abt seines Klosters den Rest seines Lebens nicht wissenschaftlichen Angelegenheiten widmen und so blieb sein Werk verschollen, bis im Jahre 1900 Correns das Gesetz neu entdeckte und Correns, de Vries und Tschermak Mendels verschollene Schrift wieder ausgruben. Was seitdem auf dem von ihm eröffneten Weg zu Tag gefördert wurde, sei im folgenden in auch dem Nichtfachmann verständlicher Weise dargestellt.

I. Die elementaren Tatsachen.

1. Der grundlegende Mendelfall.

Mendels klassisches Objekt, die verschiedenen Rassen von Erbsenpflanzen, enthält bereits eine kleine Komplikation, die es wünschenswert erscheinen läßt, mit einem seitdem bekannt gewordenen noch einfacheren Fall zu beginnen, nämlich der Vererbung der Blütenfarbe bei der Wunderblume Mirabilis jalapa. Correns kreuzte eine rotblühende mit einer weißblühenden Rasse dieser Pflanze. Der Bastard hatte hellrote Blüten, stand also mitten zwischen den beiden Eltern, war intermediär, wie man sich ausdrückt. Wurde nun eine zweite Bastardgeneration durch Inzucht des ersten, hellrot blühenden Bastards gewonnen, so traten hier nun wieder die beiden ursprünglichen Elterntypen, nämlich weißblühend und rotblühend, rein auf neben dem hellroten Bastardtyp. Zählungen der Individuen ergaben aber mit großer Genauigkeit, daß ein Viertel der

Digitized by Google

Individuen der zweiten Bastardgeneration weiß blühten, ein weiteres Viertel rot und die verbleibende Hälfte hellrot. In der zweiten Bastardgeneration tritt also eine Spaltung auf, die die ursprünglichen Elterntypen; neben dem Bastardtyp, wieder hervorbringt. Wird nun aus diesem Bastardtyp durch Inzucht eine dritte Bastardgeneration erzeugt, so kommt genau die gleiche Spaltung wieder zustande. Werden dagegen die weißblühenden oder die rotblühenden Individuen der zweiten Bastardgeneration, also die „herausgespaltenen" Elterntypen, rein weitergezüchtet, so bleiben sie rein, haben also nur weißblühende, resp. rotblühende Nachkommenschaft. Und dies geht immer so weiter durch beliebig viele Generationen: der Bastardtyp spaltet immer wieder in gleicher Weise auf, die Elterntypen „züchten rein" weiter.

Derartige Tatsachen gaben nun Mendel Anlaß zu folgendem Gedankengang: Wenn bei der zweigeschlechtigen Fortpflanzung die Geschlechtszellen oder Gameten, die sich bei der Befruchtung vereinigen, Vertreter der Eigenschaften enthalten, die sich von Eltern auf Kinder übertragen, Erbfaktoren, wie man jetzt meist sagt, so ist anzunehmen, daß in all den Fällen, in denen die gesamte Nachkommenschaft gleichartig ist, gleich den Eltern, also etwa weißblühend, auch die Gameten, die sich bei der Befruchtung vereinigten, alle in Bezug auf den Besitz dieses Erbfaktors gleich gewesen sein müssen. Wenn dagegen die Nachkommen aus einer Fortpflanzung verschiedene Typen zeigen, wie in der zweiten Bastardgeneration, dann können auch die Gameten, die sie erzeugten, nicht gleich gewesen sein. Da es nun immer die Bastarde — im Beispiel die hellrotblühenden — waren, deren Nachkommenschaft spaltete, so müssen diese Bastarde mehr als eine Sorte von Gameten in bezug auf den Besitz der in Frage stehenden Erbfaktoren erzeugt haben Der Bastardtyp wird nun sicher erzeugt, wenn die Gameten des einen der Eltern den Erbfaktor für die eine und die des andern der Eltern den für die andere Eigenschaft tragen. Der reine Typ wird erzeugt, wenn die Gameten nur die eine Eigenschaft übertragen. Wenn somit in der zweiten Bastardgeneration die beiden reinen Elterntypen und der Bastardtyp erscheinen, so muß ja der Bastard der ersten Generation zwei Sorten von Gameten erzeugt haben, nämlich solche mit dem Erbfaktor der einen und solche mit dem Erbfaktor der andern ursprünglichen Rasse; der Bastard erzeugt nicht Bastardgameten, wie man zunächst glauben möchte, sondern reine Gameten der ursprünglichen elterlichen Sorten.

Wenden wir diese Erkenntnis nun auf die Erklärung des Falles der Wunderblume an, so liegt der Fall so: Die weißblühende Rasse der

Digitized by Google

Wunderblume erzeugt ausschließlich Gameten, die den Erbfaktor für weiße Blütenfarbe tragen, sagen wir symbolisch W. Die rotblühende Rasse erzeugt ausschließlich Gameten, die den Erbfaktor für rote Blütenfarbe besitzen, sagen wir R. Bei der Bastardierung vereinigen sich dann je ein Gamet W mit einem R und der Bastard WR entsteht, der hellrot blüht. Wenn sich nun die Geschlechtszellen oder Gameten dieses Bastards entwickeln, so sind es etwa nicht Gameten WR, sondern reine Gameten, d. h. Gameten, die W enthalten sowohl wie solche, die R enthalten und zwar werden gleiche Zahlen von beiden Sorten erzeugt. Wenn daher nun der Bastard durch Inzucht zur zweiten Bastardgeneration vermehrt wird, so kann die Befruchtung in folgenden 4 Arten verlaufen:

1. Ei mit W wird befruchtet von Pollen mit W
2. „ „ W „ „ „ „ „ R
3. „ „ R „ „ „ „ „ W
4. „ „ R „ „ „ „ „ R

Da jede Sorte von Gameten in gleicher Zahl vorhanden ist, so hat jede der 4 Kombinationen die gleiche Chance, zu entstehen, vorausgesetzt, daß die Gameten rein zufällig bei der Befruchtung zusammenkommen. Das Resultat ist somit in Symbolen:

$$^1/_4\ WW \quad ^1/_4\ WR \quad ^1/_4\ RW \quad ^1/_4\ RR$$

Das ist die früher gegebene Mendelspaltung. Ein Blick auf die Symbole zeigt ohne weiteres, daß die reinen elterlichen Typen, die herausspalten, in Inzucht nur ihresgleichen erzeugen können, denn sie können nur eine Sorte Gameten produzieren. Die $^2/_4$ vom Bastardtyp sind aber wieder genau wie ihre Eltern (RW) und spalten daher auch ebenso weiter.

Die Mendelspaltung ist daher durch das Gesetz von der Reinheit der Gameten erklärt, das Zahlenverhältnis der Spaltung durch die Kombination der Gameten nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen.

2. Nomenklatur.

Ehe wir weitergehen, ist es wünschenswert, die übliche Nomenklatur kennen zu lernen, die sich für die Beschreibung von Mendelfällen herausgebildet hat, und die wir weiterhin stets anwenden werden. Die Elterngeneration, mit der das Experiment beginnt, wird gewöhnlich als die P-(Paternal)-Generation bezeichnet. Die erste Bastardgeneration heißt F_1 (1. Filialgeneration), die zweite Bastardgeneration F_2 usw. Der Vertreter einer Erbeigenschaft in den Geschlechtszellen, der nach den Mendelschen Gesetzen auf die Nachkommenschaft unverändert verteilt wird,

Digitized by Google

heißt der Erbfaktor oder auch Mendelfaktor. Von einer Eigenschaft, die nach den Mendelschen Gesetzen vererbt wird, sagt man kurz, daß sie „mendelt".

Zur leichteren Handhabung symbolisiert man den Faktor durch einen Buchstaben, A, B, C, usw. Eine Form, die in bezug auf einen bestimmten Erbfaktor rein ist und daher nur eine Sorte von Gameten erzeugen kann, soweit dieser Faktor in Betracht kommt, heißt homozygot. AA BB CC ist also etwa homozygot in bezug auf die Erbfaktoren A B C. Die doppelten Buchstaben sind natürlich nötig, um anzuzeigen, daß das Individuum den Charakter A sowohl von väterlicher wie mütterlicher Seite erhielt. Wenn das Individuum aber Bastardnatur hat, also verschiedene Faktoren von Vater und Mutter erhalten hat, nennen wir es heterozygot. Wir sahen nun schon, daß man bestimmte Eigenschaften in Paaren einander gegenüberstellt, wie etwa oben weiß- und rotblühend. Ein solches Eigenschaftspaar nennt man Allelomorphe: weiß ist allelomorph zu rot. Es hat sich als nützlich erwiesen, die Allelomorphe durch große und kleine Buchstaben zu bezeichnen, also in unserem Beispiel nicht W und R zu schreiben, sondern R und r wobei r = nicht rot oder weiß. Die Formel AA Bb CC würde somit heißen, daß das Objekt homozygot ist in den Faktoren A und C, aber heterozygot in B. Statt Allelomorphe sagt man auch ein mendelndes Merkmalspaar. Eine Mendelspaltung mit einem Merkmalspaar heißt eine monohybride Spaltung, mit zwei eine dihybride, mit drei Paaren eine trihybride, vielen Paaren eine polyhybride Spaltung.

3. Mendeln mit mehreren Faktoren.

Das Grundgesetz, das der Mendelspaltung zugrunde lag, war das Gesetz von der Reinheit der Gameten im Bastard. Wenn wir nun annehmen, daß bei den als Beispiel benutzten Wunderblumen es Erbrassen mit breiten und solche mit schmalen Blütenblättern gibt, so hätten wir ein anderes Eigenschaftspaar, das ebenfalls eine typische Mendelspaltung ergibt. Was würde sich nun ereignen, wenn eine breitblättrige rotblühende mit einer schmalblättrigen weißblühenden Rasse gekreuzt würde? Nennen wir das Eigenschaftspaar weiß rot A und a und das Paar breit-schmal B und b, so ist es klar, daß F_2 erstens in $^1/_4$ AA, $^1/_2$ Aa, $^1/_4$ aa spaltet, wenn wir nur die Blütenfarbe betrachten; ebenso ist es klar, daß in F_2 eine Spaltung in $^1/_4$ BB, $^1/_2$ Bb, $^1/_4$ bb eintritt, falls wir nur die Blattform betrachten. Wenn nun beide Eigenschaftspaare unabhängig voneinander vererbt werden, so muß sich, wenn wir nun auf beide gleich-

Digitized by Google

zeitig achten, jede beliebige Kombination von beiden nach Zufall, d. h. also nach. Wahrscheinlichkeitsgesetzen, einfinden. Das Resultat läßt sich nun leicht ableiten:

P-Generation: weiß-breit AA BB und rot-schmal aabb
Gameten der P-Generation: A B resp. a b
F_1-Bastard: Aa Bb = hellrot-mittelbreit
Gameten des F_1-Bastards: AB Ab aB ab, d. h.

die 4 Möglichkeiten, in denen sich die Faktoren kombinieren können, wenn sie voneinander unabhängig sind. Jede Möglichkeit hat dieselbe Chance wie die andere, die 4 Sorten von Gameten werden also in gleicher Zahl gebildet. Dies trifft natürlich für männliche wie weibliche Gameten zu, so daß bei der Befruchtung die folgenden 16 Kombinationen auftreten können:

1. Eier A B befruchtet mit Pollen A B = AA BB = weiß breit
" " " " " A b = AA Bb = weiß mittel
" " " " " a B = Aa BB = hellrot breit
" " " " " a b = Aa Bb = hellrot mittel
2. Eier A b befruchtet mit Pollen A B = AA Bb = weiß mittel
" " " " " A b = AA bb = weiß schmal
" " " " " a B = Aa Bb = hellrot mittel
" " " " " a b = Aa bb = hellrot schmal
3. Eier a B befruchtet mit Pollen A B = Aa BB = hellrot breit
" " " " " A b = Aa Bb = hellrot mittel
" " " " " a B = aa BB = rot breit
" " " " " a b = aa Bb = rot mittel
4. Eier a b befruchtet mit Pollen A B = Aa Bb = hellrot mittel
" " " " " A b = Aa bb = hellrot schmal
" " " " " a B = aa Bb = rot mittel
" " " " " a b = aa bb = rot schmal.

Eine sehr übersichtliche Methode, das Resultat darzustellen, ist die folgende: Man zeichnet 16 Quadrate und schreibt die 4 Gametensorten neben die horizontale wie vertikale Reihe und füllt dann einmal alle horizontalen Reihen mit dem aus, was daneben steht und ebenso alle vertikalen Reihen mit dem, was darüber steht

(Siehe Beispiel S. 11.)

Einem solchen Kombinationsschema sieht man ohne weiteres viele Eigentümlichkeiten der F_2-Spaltung an, nämlich:

1. Von den 16 F_2-Typen ist nur je eine den betreffenden ursprünglichen Eltern völlig gleich, nämlich Nr. 1 und Nr. 16. Diese zwei Individuen sind also homozygot und genau dem ursprünglichen Typ entsprechend.

Digitized by Google

Gameten:	A B	A b	a B	a b
A B	A B A B 1	A b A B 2	a B A B 3	a b A B 4
A b	A B A b 5	A b A b 6	a B A b 7	a b A b 8
a B	A B a B 9	A b a B 10	a B a B 11	a b a B 12
a b	A B a b 13	A b a b 14	a B a b 15	a b a b 16

2. Wir finden noch zwei weitere homozygote Individuen, nämlich Nr. 6 und Nr. 11. (Man beachte, daß die Homozygoten in der Diagonale links oben — rechts unten liegen.) Diese beiden Homozygoten sind nun nicht den beiden Elterntypen gleich, sondern zeigen die umgekehrten Eigenschaftskombinationen, nämlich weiß-schmal und rot-breit, anstatt weiß-breit und rot-schmal. Dies ist eine außerordentlich wichtige Tatsache, denn sie zeigt, daß in F_2 all die neuen Eigenschaftskombinationen, die möglich sind, auch erzeugt werden.

3. Alle übrigen Kombinationen sind heterozygot entweder in A oder in B oder in A und B, nämlich:

Nr. 3, 8, 9, 14 heterozygot in A und homozygot in B oder b

Nr. 2, 5, 12, 15 homozygot in A oder a und heterozygot in B

Nr. 4, 7, 10, 13 heterozygot in A und B.

Nur die 4 homozygoten würden natürlich, wenn rein weitergezüchtet, stets nur ihresgleichen ergeben, die heterozygoten dagegen würden immer wieder in der nächsten Generation eine Spaltung zeigen, deren Charakter natürlich davon abhängt, ob ein oder zwei Eigenschaftspaare heterozygot sind. Das Resultat ließe sich dann ohne weiteres in gleicher Weise voraussagen. Zur Übung wollen wir annehmen, daß eine F_3-Generation gezogen würde durch Befruchtung der doppelt heterozygoten Pflanze Nr. 10 (Aa Bb hellrot-mittel) mit dem Pollen der einfach-heterozygoten Nr. 14 (Aa bb hellrot-schmal). Das Schema lautet dann:

Nr. 10 Aa Bb bildet 4 Sorten Gameten AB Ab aB ab

Nr. 14 Aa bb bildet 2 Sorten Gameten Ab ab.

Digitized by Google

Die Kombinationen sind 8 an der Zahl:

Gameten:	AB	Ab	aB	ab
Ab	AB Ab	Ab Ab	aB Ab	ab Ab
ab	AB ab	Ab ab	aB ab	ab ab

Was das ist, kann nach dem Vorausgehenden leicht abgelesen werden.

Natürlich gilt nun das Gesetz der unabhängigen Kombination und Rekombination mendelnder Charaktere für jede beliebige Zahl von Faktoren und Charakteren. Das folgende Schema zeigt es nochmals für drei Eigenschaftspaare:

P AA BB CC × aa bb cc

F_1 Aa Bb Cc

Gameten von F_1: ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc.

F_2.

(Siehe Beispiel S. 13.)

Es sind 8 Sorten von Gameten vorhanden und 64 Kombinationen erscheinen, von denen nur 8 — im Schema die Diagonale von links oben nach rechts unten — homozygot sind und nur je eine (Nr. 1 u. 64) genau die Faktorenbeschaffenheit der Großeltern besitzen.

In gleicher Weise läßt sich das Resultat irgend einer Kreuzung mit beliebig vielen unabhängig mendelnden Faktoren ableiten. Die allgemeinen Formeln dafür werden später genannt werden. Es sei nur auf eine wichtige Kombination hingewiesen, die im aktuellen Experiment sehr viel verwandt wird. Es ist das die Rückkreuzung eines F_1-Bastards mit einer der Elternformen. In unserem ersten Beispiel etwa wäre es die Rückkreuzung der hellrot-blühenden Bastard-Wunderblume mit der reinweißen oder reinroten Rasse. Unter Benutzung der üblichen Symbole können wir den Fall folgendermaßen schreiben:

P-Generation: hellroter Bastard Rr weiße Rasse rr

Gameten: R und r r

Rückkreuzung: $\frac{1}{2}$ Rr $\frac{1}{2}$ rr

Bei dieser Rückkreuzung entstehen also zu gleichen Teilen wieder hellrote und weiße. Dies Verhältnis von 1 : 1 liefert in vielen Fällen einen bequemen Prüfstein für die Richtigkeit einer Faktorenanalyse und ist auch sonst von großer Bedeutung, wie wir sehen werden.

Digitized by Google

Gameten:	ABC	aBC	AbC	ABc	Abc	aBc	abC	abc
ABC	ABC ABC 1	aBC ABC 2	AbC ABC 3	ABc ABC 4	Abc ABC 5	aBc ABC 6	abC ABC 7	abc ABC 8
aBC	ABC aBC 9	aBC aBC 10	AbC aBC 11	ABc aBC 12	Abc aBC 13	aBc aBC 14	abC aBC 15	abc aBC 16
AbC	ABC AbC 17	aBC AbC 18	AbC AbC 19	ABc AbC 20	Abc AbC 21	aBc AbC 22	abC AbC 23	abc AbC 24
ABc	ABC ABc 25	aBC ABc 26	AbC ABc 27	ABc ABc 28	Abc ABc 29	aBc ABc 30	abC ABc 31	abc ABc 32
Abc	ABC Abc 33	aBC Abc 34	AbC Abc 35	ABc Abc 36	Abc Abc 37	aBc Abc 38	abC Abc 39	abc Abc 40
aBc	ABC aBc 41	aBC aBc 42	AbC aBc 43	ABc aBc 44	Abc bBc 45	aBc aBc 46	abC aBc 47	abc aBc 48
abC	ABC abC 49	aBC abC 50	AbC abC 51	ABc abC 52	Abc abC 53	aBc abC 54	abC abC 55	abc abC 56
abc	ABC abc 57	aBC abc 58	AbC abc 59	ABc abc 60	Abc abc 61	aBc abc 62	abC abc 63	abc abc 64

4. Dominanz.

Wir erwähnten früher, daß das Beispiel der Wunderblume bereits etwas einfacher ist als Mendels klassisches Erbsenexperiment. Dies verhält sich nun folgendermaßen: Bei der Blütenfarbe der Wunderblume vermischten sich die elterlichen Charaktere im F_1-Bastard zu einer mittleren Form, rot und weiß ergab hellrot. Wir sagen, daß in den betreffenden Charakteren der Bastard intermediär ist. Bei Mendels ursprünglichem Versuch, wie bei einer außerordentlichen Zahl von seitdem studierten Charakteren ist das jedoch nicht der Fall. Mendel kreuzte grüne und gelbe Erbsen und erhielt in F_1 ausschließlich grüne. In F_2 aber trat

Digitized by Google

die Spaltung ein in 3 grüne : 1 gelben. Die gelben züchteten wieder rein weiter. Ein Drittel der grünen taten das auch, die anderen zwei Drittel aber verhielten sich wie F_2-Bastarde, d. h. spalteten in F_3 im Verhältnis von 3 grünen : 1 gelben. Man erkennt sogleich, daß die Besonderheit hier darin besteht, daß grün und gelb im Bastard nicht zu einem sichtbar intermediären Charakter verschmelzen, sondern daß gelb von grün äußerlich einfach völlig unterdrückt wird, grün das gelb nicht sichtbar werden läßt. Man nennt deshalb grün die dominante und gelb die rezessive Eigenschaft. In Symbolen ließe sich dann der Fall wie früher darstellen, wobei D die dominante, R die rezessive Eigenschaft darstellt:

P Gen.	D D (grün)	R R (gelb)
F_1	D R (grün)	
F_2	DD + DR + RD + RR	
	grün grün grün gelb	

Da die heterozygoten D R in diesem Fall ebenso aussehen wie die homozygoten DD, erhalten wir das Verhältnis von 3 grünen : 1 gelben; aber ein Drittel der grünen ist homozygot. Man sieht, daß die Dominanz zwar nichts an der Sache ändert, wohl aber an der äußeren Erscheinung. Praktisch ist das aber recht wesentlich. Denn bei Charakteren, die intermediäre Vererbung zeigen, kann man stets die Homozygoten ohne weiteres erkennen. Liegt aber Dominanz vor, so erkennt man zwar die Homozygoten im rezessiven Charakter, die Homozygoten im dominanten Charakter unterscheiden sich aber äußerlich nicht von den Heterozygoten: nur ihre Nachkommenschaft kann die entscheidende Information liefern. Für praktische Zwecke ist dies von entscheidender Bedeutung. Die Differenz wird vielleicht besonders klar, wenn wir die Rückkreuzung eines Bastards mit der Stammform im Fall der Dominanz mit dem entsprechenden Versuch bei intermediärer Vererbung vergleichen. Wir sahen, daß im letzteren Fall stets die beiden Formen (Bastard und Elternform) wieder im Verhältnis 1 : 1 erscheinen. Sachlich muß dies auch im Fall der Benutzung eines dominanten Charakters ebenso sein. Nach dem äußeren Aussehen des Resultats sind aber die folgenden beiden Möglichkeiten gegeben:

1. Rückkreuzung des Bastards Aa mit der dominanten Stammform AA.

P:	Aa	AA
Gameten:	A und a	A
Rückkreuzung:	1 AA + 1 Aa	

Da aber AA und Aa äußerlich nicht zu unterscheiden sind, da A über a dominiert, so sehen alle Nachkommen dieser Rückkreuzung einander gleich. Nur ihr Verhalten bei Weiterzucht zeigt, welche homozygot und welche heterozygot sind.

Digitized by Google

2. Rückkreuzung des Bastards Aa mit der rezessiven Elternform aa.

P: Aa aa

Gameten: A und a a

Rückkreuzung: 1 Aa + 1 aa

Die rein rezessive Form aa ist natürlich von der heterozygoten mit Dominanz von A verschieden. Dies zeigt also, daß im Fall von Dominanz nur die Rückkreuzung des Bastards mit der rezessiven Elternform die Spaltung 1:1 sichtbar ergibt. Es braucht wohl kaum darauf hingewiesen zu werden, daß die hier bereits durchgeführte Verwendung der großen Buchstaben für dominante, der kleinen für rezessive Eigenschaften eine sehr angenehme Vereinfachung der Symbolik darstellt.

Das äußerlich sichtbare Resultat einer Mendelspaltung wird natürlich wesentlich vereinfacht, wenn Dominanz vorliegt. Betrachten wir das Schema der Spaltung bei 2 Eigenschaften S. 11, so fanden wir bei intermediärer Vererbung 9 Typen in F_2. Bei Dominanz von A über a und B über b erscheinen aber nur 4 sichtbare Typen oder Phänotypen, nämlich die, die die beiden dominanten Eigenschaften zeigen, das sind Nr. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 13, die, die eine dominante und eine rezessive Eigenschaft zeigen (Ab), Nr. 6, 8, 14, ebenso die umgekehrte Kombination von dominant und rezessiv (aB), Nr. 11, 12, 15 und die rein rezessiven (Nr. 16). Das Zahlenverhältnis der Spaltung ist somit 9:3:3:1. Unter den neunen, die die beiden dominanten Charaktere zeigen, ist aber nur eines (links oben) in beiden Eigenschaften homozygot, die acht anderen sind in mindestens einer Eigenschaft heterozygot. Die Faktorenbeschaffenheit, also das, was für das weitere Erbverhalten entscheidend ist, oder mit dem üblichen Kunstausdruck, die genotypische Beschaffenheit, kann nicht aus dem äußeren Ansehen, dem phänotypischen Verhalten, erschlossen werden. Dies ist eine fundamental wichtige Tatsache.

Wir empfehlen dem Leser, sich aus dem Spaltungsschema für 3 Eigenschaften S. 13 auszuzählen, daß bei Dominanz von A B C in F_2 acht Phänotypen erscheinen im Verhältnis von 27:9:9:9:3:3:3:1, darunter nur je ein dreifach homozygotes Individuum für die dominanten wie für die rezessiven Charaktere.

Wir haben hier angenommen, daß die Dominanz stets eine vollständige ist. Das trifft nun im allgemeinen nicht zu; vielmehr ist sehr häufig die Dominanz nur eine relative und auch da, wo sie anscheinend vollständig ist, erkennt oft das geübte Auge kleine Differenzen zwischen Homozygoten und Heterozygoten. Irgend eine allgemein gültige Regel, welche Art von Charakteren dominant und welche rezessiv sind, gibt es bisher nicht.

Digitized by Google

5. Die Zahlenverhältnisse im einfachen Mendelversuch.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß die Zahlenverhältnisse, die in einem Mendelversuch mit irgend einer Zahl voneinander unabhängig mendelnder Eigenschaften auftreten können, voraus berechenbar sind. Ein paar dieser einfachen Formeln sind die folgenden:

1. Zahl der Gametensorten, die ein Bastard bildet $= 2^n$, wobei n die Zahl der mendelnden Faktoren bedeutet. Also 4 bei 2 Eigenschaftspaaren, 8 bei 3 Paaren usw.
2. Zahl der in F_2 möglichen Kombinationen. 4^n, also 16 bei 2 Eigenschaften, 64 bei 3 Paaren usw.
3. Zahl der Phänotypen in F_2 bei Dominanz $= 2^n$, also 4 bei 2 Eigenschaftspaaren, 8 bei 3 Paaren usw.
4. Zahlenverhältnis der Phänotypen in F_2 bei Dominanz $= (\frac{3}{4} + \frac{1}{4})^n$. Also $\frac{3}{4} : \frac{1}{4}$ bei einem Eigenschaftspaar. $(\frac{3}{4} + \frac{1}{4})^2 = \frac{9}{16} + 2 \cdot \frac{3}{16} + \frac{1}{16}$ bei zwei Paaren, $(\frac{3}{4} + \frac{1}{4})^3 = \frac{27}{64} + 3 \cdot \frac{9}{64} + 3 \cdot \frac{3}{64} + \frac{1}{64}$ bei 3 Paaren usw.
5. Zahl der Phänotypen in F_2 bei intermediärer Vererbung. 3^n z. B. 3 bei 1 Eigenschaftspaar, 9 bei 2 Eigenschaftspaaren usw.
6. Zahlenverhältnis der Phänotypen in F_2 bei intermediärer Vererbung $= (\frac{1}{4} + \frac{2}{4} + \frac{1}{4})^n$.
7. Zahlenverhältnis der Phänotypen in F_2 bei Kombination von intermediärer und dominanter Vererbung. $(\frac{1}{4} + \frac{2}{4} + \frac{1}{4}) \cdot (\frac{3}{4} + \frac{1}{4}) \ldots$

Es ist klar, daß die Zahlenverhältnisse der Spaltung um so reiner zum Ausdruck kommen, mit je größeren Zahlen gearbeitet wird. Tatsächlich ist die Übereinstimmung zwischen Erwartung und aktuellem Resultat eine außerordentliche. Als Beispiel diene die folgende Tabelle (nach Johannsen), die sich auf Mendels klassisches Objekt bezieht, also die Farbe der Kotyledonen bei der Erbse und die Zahlenverhältnisse in F_2 nach Kreuzung gelber und grüner Erbsenrassen darstellt:

Autor	Gelb	Grün	Summa	Zahlenverhältnis gelb : grün
Mendel 1865	6022	2001	8023	3,0024 : 0,9976
Correns 1900	1394	453	1847	3,0189 : 0,9811
Tschermak 1900	3580	1190	4770	3,0021 : 0,9979
Hurst 1904	1310	445	1755	2,9858 : 1,0042
Bateson 1905	11902	3903	15806	3,0123 : 0,9877
Lock 1905	1438	514	1952	2,9467 : 1,0533
Darbishire 1909	109060	36186	145246	3,0035 : 0,9965
Summa:	134707	44692	179399	3,0035 : 0,9965

Das Zahlenverhältnis 3 : 1 erscheint also bis zur 3. Stelle genau.

Digitized by Google

Wenn daher in einem Versuch regelmäßig Abweichungen von dem erwarteten Zahlenverhältnis gefunden werden, so besteht begründeter Verdacht, daß eine besondere Komplikation vorliegt. Wir werden später hochinteressante Tatsachen dieser Art kennen lernen.

6. Die Ursache von Gametenreinheit und Spaltung.

Die wichtigste Tatsache, auf der sich die gesamte Gesetzmäßigkeit der Mendelspaltung aufbaute, war die Reinheit der Gameten im Bastard. Im Bastard, wie er auch äußerlich aussehen mochte, vermischten sich die Erbfaktoren nicht, sondern blieben unberührt so erhalten, wie sie von den Eltern empfangen worden waren. Bei der Bildung der Gameten aber wurden sie nach den Gesetzen des Zufalls so verteilt, daß jeder Gamet einen der Partner jedes Eigenschaftspaares erhielt. Die Frage liegt nun auf der Hand: Was sind materiell diese Erbfaktoren und wie kommt es, daß diese Zufallsverteilung der Partner eines oder mehrerer Paare auf die Gameten erfolgt. Ist es möglich, die Maschinerie aufzudecken, die diese Aussortierung bewirkt? Als Mendel seine geniale Analyse durchführte, war noch nahezu nichts von der Naturgeschichte der Geschlechtszellen oder Gameten bekannt und erst mehrere Jahrzehnte später wurden all die bedeutungsvollen Tatsachen aufgedeckt, die unserm Auge das sichtbar machten, was Mendel nur in Symbolen erschließen konnte. Die neuere Zellenlehre,

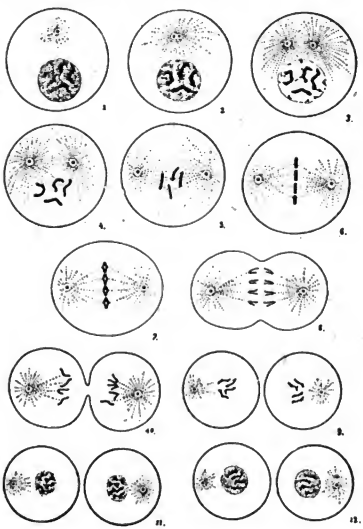


Abb. 1. Karyokinetische Zellteilung. 1—3 Bildung der Chromosomen im Kern. 4—6 Ihre Einstellung im Äquator der Zelle. 7, 8 Ihr Auseinanderweichen zu den Polen. 9—12 Ihre Verschmelzung zu den Tochterkernen und Zelldurchschnürung.

deren Geburt in die zweite Hälfte der 70er Jahre des vorigen Jahrhunderts fällt, hat dies vollbracht.

Ein jeder weiß, daß der Körper aus Zellen aufgebaut ist und daß auch die Geschlechtszellen oder Gameten, also Ei und Spermatozoon (resp. Pollenkern) solche Zellen sind. Ein jeder weiß, daß Zellen sich durch Teilung vermehren und die Grundzüge dieses Teilungsvorganges, der sogenannten Karyokinese, sind ebenfalls heute allgemein bekannt. Um nur auf den Hauptpunkt hinzuweisen: Wenn die Teilung beginnt, löst sich der Kern der Zelle auf, und sein wichtigster Bestandteil, das Chromatin, ordnet sich in einer Anzahl von Schleifen im Äquator der Zelle an. Diese Schleifen sind die Chromosomen. Jede von ihnen teilt sich dann der Länge nach in zwei genau gleiche Spalthälften, die nach den Polen der Zellen auseinanderrücken und dort allmählich wieder zu einem Kern verschmelzen. Gleichzeitig schnürt sich auch der Leib der Zelle in zwei durch. (Abb. 1). Ohne weiteres erhält man nun den Eindruck, daß diese Chromosomen etwas sehr Wichtiges sein müssen, da der ganze Teilungsvorgang sichtlich auf eine außerordentlich genaue Verteilung ihrer Substanz eingestellt ist. Dieser Eindruck wird noch durch die Tatsache bestärkt, daß für jede Tier- oder Pflanzenart die Zahl der Chromosomen, die bei der Teilung ihrer Zellen auftritt, eine absolut konstante ist, z. B. 24 für den Menschen.

Im typischen Fall entwickelt sich ein Organismus aus einem befruchteten Ei. Ein wesentlicher Teil der Befruchtung aber besteht darin, daß der Kern der in das Ei eingedrungenen Samenzelle mit dem Kern der Eizelle verschmilzt. Wenn nun jeder dieser Kerne auch die typische Chromosomenzahl enthielte, so müßte sich natürlich in jeder Generation mit der Befruchtung die Chromosomenzahl verdoppeln. Das ist nun nicht der Fall und zwar deshalb nicht, weil in allen Geschlechtszellen, bevor sie befruchtungsfähig sind, eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte erfolgt. Der in seinen Einzelheiten ziemlich verwickelte Vorgang verläuft in Ei- und Samenzellen im Prinzip folgendermaßen: Jede dieser Zellen durchläuft vor der Befruchtung eine sogenannte Reife- oder Reduktionsteilung, die sich in bezug auf das Verhalten der Chromosomen von jeder anderen Zellteilung unterscheidet. Wenn nämlich hier die Chromosomen — nehmen wir an, die Normalzahl sei 8 — sich im Äquator der Zelle im Beginn der Teilung einstellen, so legen sie sich zu Paaren zusammen, im Beispiel also zu 4 Paaren (Abb. 2). Und wenn dann die Verteilung der Chromosomen auf die beiden Pole erfolgt, so teilen sie sich in diesem Fall überhaupt nicht, sondern die Partner jedes der Paare, die sich zusammengelegt hatten,

Digitized by Google

rücken ungeteilt nach jedem Pole, im Beispiel also 4 nach jedem Pole. Damit wird also tatsächlich die Chromosomenzahl in den nun reifen Geschlechtszellen auf die Hälfte herabgesetzt. Diese halbe Zahl, die jede reife Geschlechtszelle besitzt, nennt man ein Chromosomensortiment.

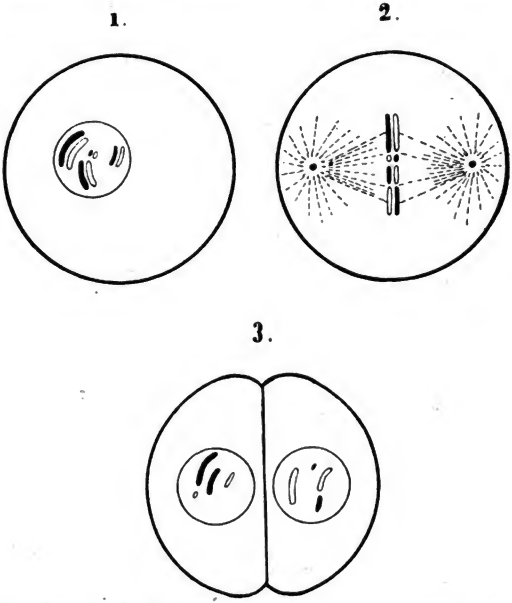


Abb. 2. Schematische Darstellung der Chromosomenreduktion. 1. Die 8 Chromosomen haben sich paarweise im Kern vereinigt. 2. Die Reifeteilung, bei der sich ganze Chromosomen gegenüberstehen, die in 3. auf die beiden Tochterzellen verteilt sind, deren jede jetzt die halbe (reduzierte) Chromosomenzahl besitzt.

Dieses Sortiment muß nun in jeder Geschlechtszelle einer Art identisch sein, woraus wieder hervorgeht, daß die nicht reife Zelle zwei identische Chromosomensortimente besitzt. Dies ist auch ohne weiteres klar. Denn bei der Befruchtung bringt ja Eikern wie Samenkern ein solches Sortiment mit; und das zeigt wiederum, daß ein Sortiment väterlich und eines mütterlich ist, was in der Abb. 2 durch schwarze und weiße Färbung angedeutet ist. Wenn man aber die verschiedenen Chromosomen eines

Digitized by Google

Sortiments unterscheiden kann, etwa durch ihre Größe, muß demnach jede Sorte zweimal vorhanden sein wie ebenfalls Abb. 2 illustriert. Daraus folgt wieder direkt, daß die Paare, die sich vor der Reifeteilung zusammenlegen aus je einem väterlichen und mütterlichen Chromosom gleicher Sorte bestehen und daß also die Reifeteilung für jedes Chromosomenpaar die Trennung eines väterlichen von einem mütterlichen Chromosom bedeutet. Ein Blick auf Abb. 2, in der die väterlichen und mütterlichen Chromosomen schwarz resp. weiß sind, erläutert leicht das Gesagte.

Nun können wir gleich die Schlußfolgerung vorausnehmen, auf die wir zielen: die Chromosomen sind die Vehikel, auf denen die

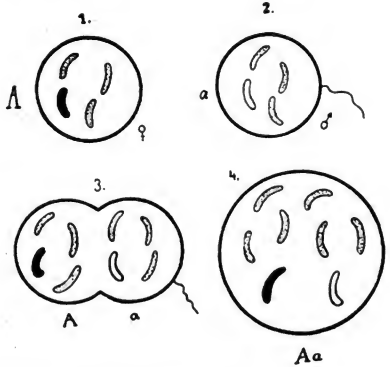


Abb. 3. Chromosomen bei der Bastardierung. 1. Die Eizelle mit den schwarzen, 2. die Samenzelle mit den weißen Chromosomen, 3. die Befruchtung, 4. die Bastardeizelle.

Mendelfaktoren befördert werden. Oder anders ausgedrückt: Die Mendelfaktoren sind Substanzen, die innerhalb der Chromosomen liegen und daher blind deren Verteilungsmechanismus folgen müssen. Diese Erkenntnis erklärt nun ohne weiteres die Gesamtheit der bisher betrachteten Tatsachen der Mendelspaltung, wie nun an einem Beispiel gezeigt sei:

Nehmen wir an, wir kreuzen zwei Rassen, die sich in der Eigenschaft A unterscheiden; die Eltern sind also AA resp. aa und der Bastard Aa. Nehmen wir weiter an, die Zahl der Chromosomen sei 8 als Normalzahl, 4 als reduzierte Zahl und die Eigenschaft A resp. a sei in einem bestimmten Chromosomenpaar gelegen. Dann sehen die Zellen der

Digitized by Google

Eltern in bezug auf ihren Chromosomenbesitz so aus wie Abb. 3 zeigt. Jede reife Geschlechtszelle besitzt dann 4 Chromosomen, von denen eines A resp. a enthält. In der Abbildung ist ersteres schwarz, letzteres weiß gezeichnet. Nach der Bastardbefruchtung erhalten wir somit einen Organismus, in dessen Zellen 8 Chromosomen vorhanden sind, darunter ein paar große, von denen eins A und das andere a trägt. Das ist der Bastard Aa. Wenn dessen Geschlechtszellen nun in die Reifeteilung eintreten und die Chromosomen sich zu 4 Paaren zusammenlegen, kommt

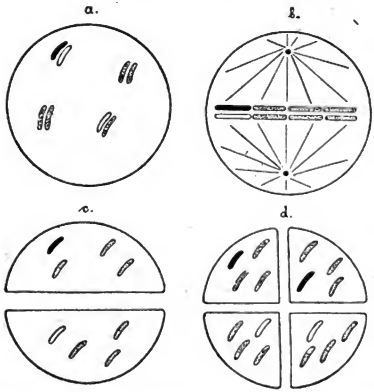


Abb. 4. Die Reifeteilung in den Geschlechtszellen des Bastards Aa. a Paarung väterlicher und mütterlicher Chromosomen. b Reifeteilung. c Die beiden Arten der Geschlechtszellen des Bastards. d Nach nochmaliger Teilung sind 2 jeder Sorte vorhanden.

wieder das mütterliche schwarze Chromosom mit A mit dem väterlichen weißen mit a zusammen (Abb. 4a). Die Reifeteilung, die dann diese beiden Chromosomenpartner trennt, bringt somit 2 Zellen hervor, von denen die eine A, die andere a in einem Chromosom besitzt. (Abb. 4c). So sehen wir, daß es die Verteilung der väterlichen und mütterlichen ganzen Chromosomen in der Reifeteilung ist, die die Erzeugung der reinen Gameten von seiten des Bastards bedingt. Und wir sehen auch, daß es diese Zweiteilung ist, die die beiden Gametensorten in gleicher Zahl entstehen läßt.

Ohne weiteres kann nun auch die Spaltung in F_2 abgeleitet werden, indem wir an die Stelle der früher durchgeführten Kombination:

Digitized by Google

Gameten des Bastards A und a A und a
F_2-Kombinationen AA Aa aA aa

nun den konkreten Begriff Gameten mit dem schwarzen Chromosom, das A resp. dem weißen des a enthält, setzen. Die Abb. 5 führt diese Befruchtungsmöglichkeiten aus und erklärt sich nach dem Vorhergehenden von selbst.

Es sei nun noch gezeigt, daß auch bei mehreren Merkmalspaaren die Erklärung zutrifft. Machen wir den Bastard AA BB × aa bb unter analogen Annahmen, nehmen also an, daß der Erbfaktor für die Eigenschaft A in dem größten, und der für die Eigenschaft B in dem nächstgroßen Chromosom lokalisiert ist. Der Bastard Aa Bb enthält dann in

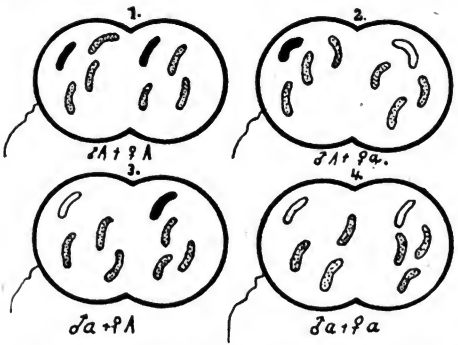


Abb. 5. Schema der 4 Möglichkeiten der Befruchtung aus den Geschlechtszellen des Bastards Aa.

seinen Zellen ein großes Chromosomenpaar, von denen eines A, das andere a enthält und ein nächst großes Paar, von dem ein Partner B und der andere b enthält. Wenn sich nun die väterlichen und mütterlichen Chromosomen vor der Reifeteilung paarweise zusammenfinden und im Äquator der Zelle anordnen, ist es ganz dem Zufall anheimgegeben, ob A oder a resp. B oder b so liegen, daß sie in der Abb. 6 dem oberen oder unteren Pol der Zelle zugekehrt sind, und somit bei der Teilung in die eine oder andere Zelle gelangen. Das bedeutet somit, daß gleiche Wahrscheinlichkeit vorhanden ist, daß A und B zusammen in eine (6a) und a und b zusammen in die andere Zelle geraten, wie daß A und b in die eine und a und B in die andere kommen (6b). Das heißt, daß im Durchschnitt gleiche Zahlen von Gameten entstehen, die die Chromosomen mit A und B oder mit A und b oder mit a und B oder mit a und b be-

Digitized by Google

sitzen. Das sind unsere wohlbekannten 4 Sorten von Gameten bei einem Bastard mit zwei mendelnden Eigenschaftspaaren (dihybrid), die sich dann bei der Befruchtung mit den 4 Sorten des anderen Geschlechts, wieder nach Zufall, zu 16 Kombinationen vereinigen können, wie wieder ohne weiteres Abb. 6c zeigt.

So erklärt sich denn mühelos Gametenreinheit und Mendelspaltung aus der Annahme, daß die Mendelfaktoren in den Chromosomen lokalisiert sind. Wir werden später sehen, wie diese Annahme, die an sich schon

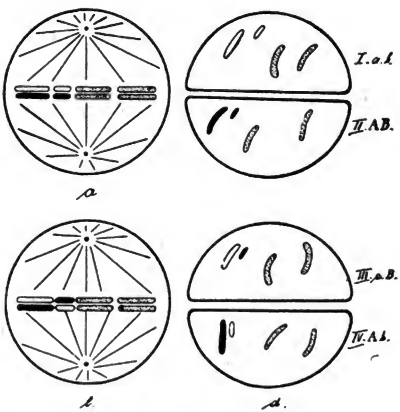


Abb. 6. a, b Die beiden Möglichkeiten der Verteilung der beiden Chromosomenpaare des Bastards Aa Bb in der Reifeteilung. c Die so gebildeten 4 Sorten von Gameten.

höchst wahrscheinlich klingt, exakt bewiesen wurde. Eine Konsequenz daraus können wir jetzt schon ziehen, nämlich daß es nicht möglich sein kann, daß mehr gleichzeitig und unabhängig mendelnde Merkmalspaare vorhanden sein können als die reduzierte Chromosomenzahl. Auch darauf werden wir später zurückzukommen haben.

7. Mendelnde Charaktere und Faktorenlehre.

Nachdem wir nun die Grundprinzipien der einfachen Mendelspaltung kennen gelernt haben, können wir uns der Betrachtung einiger konkreter Fälle zuwenden. Da interessieren zunächst die Fragen: Welcher Art

Digitized by Google

sind die Erbeigenschaften, die nach den Mendelschen Gesetzen vererbt werden? Sind es nur bestimmte Charaktere der Organismen oder gehört dazu die ganze Fülle der Merkmale, durch die ein jeder Organismus charakterisiert wird? Wenn man die außerordentliche Fülle des Materials für Mendelsche Vererbung durchsieht, zeigt sich leicht, daß keine Regel aufgestellt werden kann, die irgendwie das Wesen der mendelnden Charaktere begrenzt. Nennen wir eine Anzahl solcher:

a) Färbung von Tieren und Pflanzen. Als relativ leicht zu untersuchender Charakter ist die Färbung von Rassen in großem Umfang studiert worden und liefert eine beliebige Zahl von Beispielen Mendelscher Vererbung. Beispiel: Die Fellfarben von Ratten, Mäusen, Kaninchen, aller Haustiere und die Blütenfarben.

b) Form und Gestaltung von Organen; also etwa Haarformen wie Kräuselhaar, Angorahaar, Stichelhaar oder Blattformen von Pflanzen, wie gesägte Blätter usw.

c) An- und Abwesenheit von Körperteilen, Anhängen usw. Beispiel: Fehlen von Flügeln bei manchen Insekten, Behaarung von Pflanzen.

d) Größenunterschiede von Organismen oder Organen. Beispiel: Zwerg- oder Riesenrassen von Tieren und Pflanzen, Ausmaße von Weichteilen, Knochen usw.

e) Physiologische Charaktere. Beispiel: Fähigkeit, bestimmte Reservestoffe zu speichern, Widerstandsfähigkeit gegen bestimmte Erkrankungen.

f) Instinkte wie Brutinstinkte, Wildheit.

g) Pathologische Charaktere, z. B. die ganze Fülle der erblichen Krankheiten und Deformitäten.

Schon diese kurze Aufzählung zeigt, daß kein Grund vorliegt, anzunehmen, daß die Mendelsche Vererbung auf bestimmte Gruppen von Eigenschaften beschränkt ist. Andererseits aber ist es sehr schwer, die Frage zu entscheiden, ob alle Eigenschaften mendelnde Charaktere sind. Diese letztere Annahme wird auch die Faktorentheorie genannt. Korrekter ausgedrückt besagt sie, daß alle sichtbaren Erbeigenschaften auf der Anwesenheit von Erbfaktoren beruhen, die als im wesentlichen unveränderliche Einheiten durch die Geschlechtszellen von Generation zu Generation übertragen werden. Das soll nun nicht etwa heißen, daß jedem unterscheidbaren Charakter eines Organismus auch ein aktueller Erbfaktor entspricht; wir werden vielmehr später sehen, daß ein Erbfaktor sich in den verschiedensten Körperteilen gleichzeitig ausdrücken kann. Es besagt vielmehr nur, daß das, was vererbt wird, auch tatsächlich auf der Anwesenheit eines mendelnden Erbfaktors beruht. Die Gesamtheit dieser Faktoren ist

Digitized by Google

die Erbmasse des Organismus und sie ist sichtbar in den Chromosomen repräsentiert.

Die Schwierigkeit, diese Anschauung positiv zu beweisen, beruht nun auf folgendem: Das Vorhandensein eines mendelnden Erbfaktors für irgend eine Eigenschaft kann nur dann bewiesen werden, wenn es gelingt, eine Rasse der gleichen Art zu finden, die sich in der betreffenden Eigenschaft unterscheidet. Ein Bastardierungsexperiment gibt dann die gesuchte Information. Wenn wir etwa neben den wildfarbigen grauen Mäusen auch weiße Mäuse finden und die Kreuzung in F_2 eine Mendelspaltung von 3 wildfarbigen : 1 weiße ergibt, so können wir schließen, daß die beiden Farben mindestens durch die Anwesenheit eines Mendelfaktorenpaares bedingt sind. Gäbe es aber keine anderen als wildfarbige Mäuse, so wäre eine Entscheidung darüber, ob die Fellfarbe durch mendelnde Erbfaktoren bedingt wird, unmöglich.

Hier sei auch gleich auf eine sehr naheliegende irrtümliche Interpretation der Faktorenlehre hingewiesen. Man darf das Verhältnis von Erbfaktor zu sichtbarer Außeneigenschaft nicht etwa so auffassen, daß der Organismus zu einem Mosaik aus unabhängigen Bausteinen wird. Der Organismus ist ein Ganzes und der Einzelcharakter ist nur als Glied im Ganzen möglich. Die Hervorbringung des Einzelcharakters durch den Erbfaktor ist daher unzertrennlich verknüpft mit der Beschaffenheit des Ganzen. Um ein Beispiel zu nennen: Die Wildfarbe der Nagetiere beruht auf der Anwesenheit von abwechselnden Bändern verschiedenartigen Pigments im Haar. Der Faktor der Wildfarbe hat daher als Voraussetzung für die Hervorbringung seiner typischen Wirkung, daß Haare da sind, daß Pigment gebildet wird, daß mehrere Pigmentsorten vorhanden sind usw. Fehlt eine dieser Vorbedingungen, von denen manche sicher auch durch Mendelfaktoren bedingt sind, so kann keine Wildfarbe zustande kommen, auch wenn der betreffende Erbfaktor vorhanden ist.

8. Beispiel einer einfachen Bastardanalyse.

Zum Abschluß der Einführung in die elementaren Tatsachen des Mendelismus sei kurz ein konkretes Beispiel einer einfachen Bastardanalyse durchgeführt. Es handelt sich um die von Toyama berichtete Kreuzung von 2 Rassen von Seidenraupen, die sich in zwei Merkmalspaaren unterschieden. Die eine Rasse besitzt ungezeichnete Raupen, die sich in gelbe Cocons einspinnen, die andere gestreifte Raupen, die weiße Cocons spinnen. Da alle F_1-Tiere gestreift waren und gelbe Cocons anfertigten, erwiesen sich diese Eigenschaften als dominant. Jeder der

Digitized by Google

Eltern besaß somit ein dominantes und ein rezessives Merkmal. Bezeichnen wir die Eigenschaft „gestreift" mit S und „nicht gestreift" mit s, „gelb" mit F und „nicht gelbweiß" mit f, so heißen die beiden Eltern SS ff und ss FF. Der Bastard ist somit Ss Ff. Er muß 4 Arten von Gameten bilden, nämlich SF Sf sF sf. Diese ergeben dann in F_2 die folgenden 16 Kombinationen:

Gameten:	SF	Sf	sF	sf
SF	SF SF gestreift u. gelb	SF Sf gestreift u. gelb	SF sF gestreift u. gelb	SF sf gestreift u. gelb
Sf	Sf SF gestreift u. gelb	Sf Sf gestreift u. weiß	Sf sF gestreift u. gelb	Sf sf gestreift u. weiß
sF	sF SF gestreift u. gelb	sF Sf gestreift u. gelb	sF sF ungezeichnet u. gelb	sF sf ungezeichnet u. gelb
sf	sf SF gestreift u. gelb	sf Sf gestreift u. weiß	sf sF ungezeichnet u. gelb	sf sf ungezeichnet u. weiß

Es werden also erwartet $^9/_{16}$ gestreifte-gelbe : $^3/_{16}$ gestreifte-weiße : $^3/_{16}$ ungezeichnet-gelbe : $^1/_{16}$ ungezeichnet-weiße. Die wirklichen Zahlen waren:

1. Gestreift-gelbe . . . 6385 Tiere = 56,38 % = ca. 9
2. Gestreift-weiße . . . 2147 „ = 18,96 „ = „ 3
3. Ungezeichnet-gelbe . . 2099 „ = 18,53 „ = „ 3
4. Ungezeichnet-weiße . . 691 „ = 6,1 „ = 1

Aus diesen 4 äußerlich erkennbaren Gruppen wurde nun F_3 gezogen. Aus dem vorhergehenden Schema lassen sich dann die folgenden Erwartungen ablesen:

A. In der ersten Gruppe, die beide dominanten Eigenschaften zeigte, waren im gleichen Phänotypus verschiedenartige Individuen enthalten und zwar nach ihrer erblichen Zusammensetzung:

1. Solche von der Formel SS FF, die also in beiden dominanten Charakteren rein waren und $^1/_9$ dieser Klasse bilden mußten.

Digitized by Google

2. Solche von der Formel Ss Ff, also heterozygot in beiden Charakteren; das Kombinationsschema zeigt sie in $^4/_9$ dieser Klasse.
3. Solche von der Formel SS Ff, als solche, die homozygot im Charakter S, heterozygot im Charakter F sind; das Schema zeigt sie als $^2/_9$ der Klasse. Endlich
4. solche von der Formel Ss Ff, also umgekehrt wie die vorigen, wieder in $^2/_9$ der Individuen.

Da nun diese vier Genotypen äußerlich gleich sind, so kann bei der F_3-Zucht aus dieser Klasse der Zufall folgendes zusammenbringen:

1. Typus 1 mit seinesgleichen oder jedem der drei andern. Die Nachkommenschaft muß immer nach SF aussehen, da immer beide dominante Eigenschaften in die Kreuzung kommen.
2. Typus 2 mit seinesgleichen. Die Formeln zeigen, daß dies genau die gleiche Kombination ist wie die Zucht von F_2 aus F_1, nämlich Ss Ff × Ss Ff. Die Spaltung in die vier Typen im Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1 ist also zu erwarten.
3. Der Typus 2 kann sich mit 3 kombinieren, also Ss Ff × SS Ff. Ersterer bildet bekanntlich die Gameten SF, Sf, sF, sf, letzterer nur SF, Sf. Es sind also acht Kombinationen möglich, von denen 6 SF enthalten, 2 Sf. Es ist also eine Spaltung in Formen vom Typus SF und solche vom Typus Sf im Verhältnis 3 : 1 zu erwarten.
4. Typus 2 kommt mit Typus 4 zusammen. Typus 2 hat wieder die Gameten SF, Sf, sF, sf, Typus 4 aber nur SF, sF. Von den 8 möglichen Kombinationen enthalten also 6 wieder SF, 2 aber sF, also ist Spaltung zu erwarten in die Phänotypen SF : sF = 3 : 1.
5. Der 3. Typus kann mit dem 2. zusammenkommen; das Resultat muß das gleiche sein wie im umgekehrten Fall 3.
6. Der 3. Typus kann mit seinesgleichen zusammenkommen. Da er nur in bezug auf Ff heterozygot ist, so muß das gleiche eintreten wie bei einer gewöhnlichen Mendelspaltung mit einem Eigenschaftspaar, Spaltung SF : Sf = 3 : 1 wie im 3. Fall.
7. Der 3. Typus kann mit dem 4. zusammenkommen. Ihre Gameten sind SF, Sf und SF, sF. Ihre Kombination wird immer SF enthalten, das Aussehen also einheitlich dominant sein wie im ersten Fall.
8. Der 4. Typus kann mit dem 2. zusammenkommen; die Kombination ist die gleiche wie in Fall 4.
9. Der 4. Typus kann mit dem 3. zusammentreffen. Das ist die Umkehrung des Falles 7 mit demselben Resultat.

Digitized by Google

10. Kann der 4. Typus mit seinesgleichen zusammentreffen. Da er nur in Ss heterozygot ist, haben wir wieder ähnlich dem Fall 6 eine einfache Mendelspaltung in SF : sF = 3 : 1 oder das gleiche wie in Fall 4.

Dies zeigt also, daß die dominantmerkmaligen F_2-Individuen, wenn unter sich gepaart, in F_3 vier verschiedene Arten von Nachkommenschaft ergeben können, wie sie die Fälle 1—4 (die andern gleichen ihnen ja) repräsentieren. Das wirklich erhaltene Resultat in 21 Einzelpaarungen ist in der Tat das erwartete, nämlich:

8 Paarungen nur gestreift-gelbe Nachkommen

3 Paarungen gestreift-gelbe und gestreift-weiße Nachkommen und zwar 677 : 240 = 73,82 % : 26,17 % = ca. 3 : 1.

8 Paarungen ergaben gestreift-gelbe und ungezeichnet-gelbe und zwar 1475 : 513 = 74,2 % : 25,8 % = ca. 3 : 1.

2 Paarungen gaben alle 4 Typen, nämlich:

gestreift-gelbe	326 = 55,22 %	= ca. 9
gestreift-weiße	90 = 15,36 %	= „ 3
ungezeichnet-gelbe	126 = 21,53 %	= „ 3
ungezeichnet-weiße	43 = 7,34 %	= 1

Dies ist also die Nachkommenschaft der gestreift-gelben von F_2 in der 3. Bastardgeneration.

B. Unter den $^3/_{16}$ gestreift-weißen von F_2 finden sich, wie obiges Kombinationsschema zeigt, $^1/_3$ die nur S und f enthalten und $^2/_3$, die außerdem noch klein s besitzen. Es ist also 1. möglich, daß die ersteren sich unter sich paaren. Dann müssen sie als Homozygote ihresgleichen erzeugen. 2. können sich die andern Sorten unter sich paaren. Da sie nur in einem Eigenschaftspaar heterozygot sind, so muß eine einfache Mendelspaltung im Verhältnis 3 Sf : 1 sf eintreten. 3. können die beiden genannten Sorten miteinander zusammenkommen. Da dann in jedem Fall S in die Kombination eingeführt wird, so muß das Resultat wie im ersten Fall ausschließlich vom Aussehen Sf sein. Der Versuch ergab diese Resultate in der Tat in F_3 aus gestreift-weißen F_2-Tieren in 16 Paarungen.

7 Paare lieferten ausschließlich gestreift-weiße.

9 Paare gaben gestreift-weiße und ungestreift-weiße und zwar 1698 : 504 = 77,11 % : 22,88 % = ca. 3 : 1.

C. Bei den $^3/_{16}$ ungezeichnet-gelben von F_2 muß die Nachkommenschaft in F_3 sich ebenso im Prinzip verhalten wie in B. Der Unterschied ist, wie das Kombinationsschema zeigt, daß die andere Dominante und

Digitized by Google

das andere Rezessiv in Betracht kommen. Das Ergebnis zeigt, wie erwartet, in 15 Paarungen:

8 Paare ergaben ausschließlich ungezeichnet-gelbe.

7 Paare ergaben ungezeichnet-gelbe und ungezeichnet-weiße und zwar im Verhältnis $1507 : 457 = 76{,}73\,\% : 23{,}26\,\% =$ ca. $3 : 1$.

D. Endlich bleiben noch die $^1/_{16}$ ungezeichnet-weiße F_2-Tiere übrig, die ja rein rezessiv sein müssen, somit rein weiterzüchten. F_3 tat dies auch.

Dies einfache Beispiel zeigt auf das schönste, wie die Mendelsche Analyse erlaubt, die Erwartungen eines Versuchs voraus zu berechnen und wie tatsächlich das Resultat den Erwartungen entspricht. Dem Anfänger sei empfohlen, sich dies Beispiel genau nachzurechnen.

II. Spezialerscheinungen der Faktorenkombination.

Die bisher besprochenen einfachen Mendelfälle gehen ohne weiteres aus den Mendelschen Grundgesetzen, Reinheit der Gameten und Kombination der Gameten nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen, verbunden mit Dominanz und Rezessivität oder intermediärem Verhalten, hervor. Bei der Analyse zahlreicher einzelner Vererbungsfälle hat sich nun gezeigt, daß mancherlei Komplikationen gefunden werden, von denen sich einige aber mühelos durch richtige Anwendung der Grundgesetze erklären lassen, während andere zur Entdeckung neuer Gesetzmäßigkeiten geführt haben. Von den ersteren wollen wir einiges in diesem Abschnitt hören.

Wir beginnen mit dem in keiner Darstellung der Mendelschen Gesetze fehlenden Fall der Vererbung der Kammformen bei Hühnern. Dem Geflügelzüchter ist es bekannt, daß manche Rassen, etwa die Leghorn, den gewöhnlichen, hohen, tiefgezackten Kamm besitzen. Andere Rassen haben den sogenannten Rosenkamm, z. B. die Wyandottes, wieder andere den Erbsenkamm, z. B. die Brahmas. Rosenkamm sowohl wie Erbsenkamm sind einfache Dominante gegenüber dem gewöhnlichen Kamm. Die Kreuzung Rosenkamm × einfacher Kamm ergäbe also F_1 nur Rosenkämme, in F_2 aber 3 Rosenkämme : 1 gewöhnlichen Kamm. Wird nun eine Rasse mit Rosenkamm mit einer mit Erbsenkamm gekreuzt, so tritt in F_1 eine ganz neue Kammform auf, der sogenannte Walnußkamm. F_2 aber hieraus ergibt das merkwürdige Resultat von 9 Walnußkämmen : 3 Rosenkämmen : 3 Erbsenkämmen : 1 gewöhnlichen Kamm. Das Zahlenverhältnis zeigt, daß es sich um eine Spaltung mit zwei Faktorenpaaren handelt. Die Kreuzung von Erbsen- resp. Rosenkamm mit gewöhnlichem Kamm zeigt, daß erstere beide auf der Anwesenheit eines Mendelfaktors beruhen, dessen Rezessiv der gewöhnliche Kamm ist. Das

Digitized by Google

F_1-Resultat Rosen- × Erbsenkamm zeigt, daß die Anwesenheit beider dieser Faktoren das Entstehen eines Walnußkammes bedingt.

Daraus folgt nun die folgende Interpretation des Falls: Das Rosenkammhuhn besitzt den Faktor R für Rosenkamm in einem seiner Chromosomen. Das Erbsenkammhuhn besitzt den Faktor E für Erbsenkamm in einem andern seiner Chromosomen. Ersteres hat also in dem andern in Betracht kommenden Chromosom nichts die Kammform beeinträchtigendes, entsprechend letzteres in dem Homologon des ersteren Chromosoms. Anstatt nun zu schreiben:

Rosenkamm		Erbsenkamm	
Chromos. I	Chromos. II	Chromos. I	Chromos. II
R	nichts	nichts	E

schreiben wir in der Symbolik der Faktorenpaare

R	e	r	E

F_1 ist dann Rr Ee oder Walnußkamm.

In F_2 tritt dann die bekannte Spaltung so ein:

Gameten:	RE	Re	rE	re
RE	RE RE Walnuß	Re RE Walnuß	rE RE Walnuß	re RE Walnuß
Re	RE Re Walnuß	Re Re Rosen	rE Re Walnuß	re Re Rosen
rE	RE rE Walnuß	Re rE Walnuß	rE rE Erbsen	re rE Erbsen
re	RE re Walnuß	Re re Rosen	rE re Erbsen	re re gewöhnl.

Sie gibt das oben genannte Resultat; die Richtigkeit der Interpretation aber bewährte sich in allen Proben, d. h. Zuchten von F_2, Rückkreuzungen usw. Wir lernen nun mehrerlei aus diesem Fall. Einmal, daß die Vereinigung von zwei differenten Faktoren in einem Individuum einen ganz neuartigen Außencharakter bedingen kann, in diesem Fall den Walnußkamm. Da eines aus 16 F_2-Tieren (im Schema links oben) in beiden Charakteren homozygot ist, so läßt sich eine konstante

Digitized by Google

Walnußkamm-Rasse so ziehen (eine solche gibt es tatsächlich unter Malayischen Rassen). Das ist natürlich von größter praktischer Bedeutung. Sodann zeigte je eines von 16 F_2-Hühnern den gewöhnlichen Kamm, den weder die Bastardeltern noch der Bastard besaßen. Rekombination in F_2 kann somit zum Auftreten von „Neuheiten" führen, dadurch, daß die reinen Rezessive herausmendeln, was wieder praktisch von größter Bedeutung ist. Der gleiche Punkt lehrt uns aber noch etwas weiteres. Der gewöhnliche Zackenkamm erschien, wenn weder der R- noch der E-Faktor anwesend war. Das zeigt uns nun, daß man sich durch die Faktorensymbolik nicht beeinflussen lassen darf, ihre Bedeutung allzu wörtlich aufzufassen. Ein Huhn mit gewöhnlichem Kamm mag die Faktoren AA BB CC DD besitzen, die vielleicht alle nötig sind, um einen richtigen Kamm zu entwickeln. Kommt dazu aber der Faktor R, so nimmt der sich bildende Kamm die Rosenform an. Es könnte ein Faktor X dazukommen, der jede Kammbildung verhindert und trotzdem vererbte ein solches Individuum die Fähigkeit „latent", einen Kamm zu bilden: sobald in einer Bastardrekombination X ausgeschaltet würde (im rein rezessiven) käme sofort wieder der Kamm zum Vorschein. Es ist empfehlenswert, diesen Fall klar durchzudenken.

Wir sahen, daß in diesem Fall die Kombination zweier dominanter Charaktere im Bastard eine „Neuheit" hervorrief, daß aber auch das Herausmendeln der reinen Rezessive eine Neuheit bedingte. Wir schließen nun einen Fall ersterer Art an, der zur Entstehung eigenartiger Spaltungszahlen in F_2 führt. Es handelt sich um die Kreuzung gewisser weißer Rassen bei Tieren und Pflanzen, die in F_1 einen farbigen Bastard liefern.

Die klassischen Fälle sind zwei weiße Rassen der spanischen Wicke und zwei Hühnerrassen (Negerhuhn und Dorking). Wenn wir uns an den Walnußkamm erinnern, so verstehen wir ohne weiteres, daß jede der beiden Elternrassen einen Faktor besitzt, sagen wir P resp. C, deren jeder allein nicht das Entstehen von Pigment verursachen kann, die aber zusammen eine Pigmentierung hervorrufen. Die symbolische Formulierung wäre also:

Weiß PP cc $\times$ weiß pp CC,

F_1 Pp Cc = gefärbt.

In F_2 müssen wir nun wieder die 16 Kombinationen bekommen, von denen 9 P und C enthalten, 3 nur P neben c, 3 nur C neben p und eine weder P noch C, sondern nur p und c. Die ersten 9 müssen also farbig sein. Keins der anderen aber kann Farbe haben, jedes ist weiß und so erhalten wir das Verhältnis von 9 farbigen zu 7 weißen:

$$9 : \underbrace{3 : 3 : 1}_{7}$$

Wieder eine andere lehrreiche Art der Entstehung von Neuheiten nach Bastardrekombination ist der ebenfalls klassische Fall des Verhaltens von Albinos, der hauptsächlich an Nagetieren, d. h. Mäuse, Ratten, Kaninchen studiert ist. Bei diesen, wie auch bei sehr vielen anderen Tierformen, kommen gelegentlich Albinos vor, d. h. Individuen, bei denen keine Pigmentbildung in Haut und Augen stattfindet. Dieser echte Albinismus ist nun stets ein Mendelsches Rezessiv zu normaler Pigmentierung. Eine Kreuzung zwischen wildfarbigen und weißen (albinotischen) Mäusen gibt daher stets in F_1 wildfarbige. Die Spaltung in F_2 aber kann eine sehr verschiedenartige sein. Warum, läßt sich leicht ableiten, wenn wir uns der soeben besprochenen Fälle erinnern. Bei der Kreuzung der weißen Hühnerrassen sahen wir, daß zwei getrennte Faktoren zusammen vorhanden sein mußten, um Farbe zu erzeugen. Wenn nun ein Albino eine Form ist, der ein solcher Faktor fehlt, so mag der oder die andern vorhanden sein und bei der Rekombination in F_2 sich mit dem fehlenden Faktor zu etwas Neuem kombinieren. Es hat sich nun gezeigt, daß diese Albinos Rassen sind, die irgend eine der Rassenfarben entwickeln würde, wenn sie den Pigmentfaktor P besäße, der ihnen jedoch abgeht. Eine Albinomaus ist somit eine potentiell graue, schwarze, braune, gescheckte usw. Maus, deren Färbung aber nicht sichtbar werden kann, weil der Pigmentierungsfaktor fehlt. Wird sie nun mit einer gefärbten Maus gekreuzt, so bringt letztere ja den Pigmentierungsfaktor in die Kreuzung, der sich somit in F_2 mit den Faktoren für die potentielle Färbung des Albinos rekombiniert, so daß diese nun herausmendeln kann. Dies zeigt, daß das Resultat der Kreuzung mit einem Albino ganz davon abhängt, was der Albino an sonstigen Erbfaktoren für Färbung besitzt.

Betrachten wir nun ein paar konkrete Beispiele:

1. Kreuzung einer wildfarbigen Maus mit einem Albino, der die Faktoren für Wildfarbe (mit Ausnahme des Pigmentfaktors P) besitzt. Mit anderen Worten heißt das, daß die beiden Rassen genetisch identisch sind und sich nur in bezug auf den Faktor p unterscheiden. Alle die Faktoren, deren Anwesenheit die Wildfarbe bedingt, können somit außer acht gelassen werden und die Kreuzung braucht nur so geschrieben zu werden:

Wildfarbe PP $\times$ Albino (potent. wildf.) pp.

Das heißt, daß wir einen einfachen, monohybriden Mendelfall vor uns haben mit einer F_2-Spaltung von 3 Wildfarben : 1 Albino.

2. Kreuzung einer wildfarbigen Maus mit einem Albino, der potentiell eine schwarze Maus ist. Eine schwarze Maus besitzt eine Serie von Faktoren, die auch die graue Maus hat, aber es fehlt ihr der Wildfarbe-

Digitized by Google

faktor G. Wenn wir die wildfarbene Maus daher AA BB CC DD.. GG schreiben würden, wäre die schwarze Maus AA BB CC DD...gg. Die in beiden Fällen identischen Faktoren A — D können wir natürlich weglassen und schreiben GG = grau, gg = schwarz. Wir können aber auch schreiben PPgg für schwarz und PP GG für grau. Beides kommt auf das gleiche heraus. Wenn wir für die Kreuzung mit dem Albino nun den Pigmentfaktor P berücksichtigen, so heißt die wildfarbige Maus GG PP, der (potentiell schwarze) Albino gg pp. Und es ist klar, daß jede Form mit pp ein Albino sein muß, gleichgültig ob GG, Gg, gg vorhanden sind; ferner, daß jede Form mit PP oder Pp ein gefärbtes Tier sein muß, und zwar ein graues mit GG oder Gg, ein schwarzes mit gg. Die Kreuzung lautet somit:

Wildfarben GG PP × Albino (potent. schwarz) gg pp.
F_1 Gg Pp wildfarben
F_2:

Gameten:	GP	Gp	gP	gp
GP	GP GP grau	Gp GP grau	gP GP grau	gp GP grau
Gp	GP Gp grau	Gp Gp Albino	gP Gp grau	gp Gp Albino
gP	GP gP grau	Gp gP grau	gP gP schwarz	gp gP schwarz
gp	GP gp grau	Gp gp Albino	gP gp schwarz	gp gp Albino

So erhalten wir das durch die Mendelanalyse so einfach erklärte Zahlenverhältnis von 9 grau : 3 schwarz : 4 Albinos. Die schwarzen aber sind die Rekombinationsneuheiten. Wir haben in diesem Fall völlige Dominanz von G über g und P über p angenommen. Wäre das nicht der Fall, sondern ein intermediäres Verhalten läge vor, so würde der Fall noch viel komplizierter. Wenn etwa beide Faktorenpaare intermediär sich verhielten, so daß Homo- und Heterozygote äußerlich unterscheidbar wären (wie bei der Wunderblume), so möchten die Verhältnisse so sein, daß die

Digitized by Google

Färbung im homozygoten Zustand intensiver ist als im heterozygoten und daß sie weiter nuanciert wird durch Homo- oder Heterozygotie des Pigmentfaktors. In diesem Fall würden in F_2 nicht weniger als 5 neue Farbformen auftreten, die der Leser im Kombinationsschema auszählen möge.

Die vorhergehenden Beispiele zeigen zur Genüge, wie anscheinend verwickelte Kreuzungsresultate sich durch Faktorenanalyse auf einfache Weise erklären.

III. Mutation.

An dieser Stelle ist es nötig, einen Begriff neu einzuführen, der unzertrennlich mit der neueren Mendelschen Analyse verknüpft ist, den Begriff der Mutation. Wenn wir uns an den Fall der beiden weißen Hühnerrassen erinnern, deren Kreuzung einen wildfarbenen Bastard ergab, so könnte man dies Resultat in der Darwinistischen Ausdrucksweise auch als Atavismus bezeichnen, d. h. das Erscheinen eines Ahnencharakters. Denn da anzunehmen ist, daß die Haustierrassen von Wildhühnern abstammen, so fällt das Auftreten von Wildfärbung nach Kreuzung domestizierter weißer Rassen unter den Begriff des Atavismus. Wir sehen nun durch die Faktorenanalyse, daß die weißfarbigen Rassen sich von der wildfarbenen durch den Nichtbesitz eines der beiden zur Wildfärbung notwendigen Faktoren unterscheiden. Wenn daher die weißen, domestizierten Formen von wildfarbigen abstammen, so kann die Umwandlung nur so vor sich gegangen sein, daß aus der Erbmasse der Wildhühner ein Pigmentierungsfaktor verschwand. Ein derartiger Vorgang aber, d. h. die plötzliche Veränderung der Erbmasse mit ihrer Konsequenz, der Entstehung einer neuen, von Anfang an voll erblichen Form, wird als Mutation bezeichnet. Es ist nicht unsere Aufgabe, hier alle Seiten der Mutationstheorie zu besprechen, sondern wir weisen nur auf die Punkte hin, die für das Problem der Mendelschen Vererbung wesentlich sind.

Aus der Faktorenlehre geht nun ohne weiteres hervor, daß eine erbliche Veränderung einer Tier- oder Pflanzenform am wahrscheinlichsten so vor sich gehen muß, daß entweder ein (oder mehrere) Erbfaktoren aus der Erbmasse ausfallen oder daß neue Erbfaktoren auftreten. Im ersteren Fall würden wir von einer Verlustmutation reden. Wenn etwa aus der Erbmasse eines Wildhuhns einer der für die Entstehung der Pigmentierung notwendigen Faktoren verschwindet, so entsteht eine weiße Rasse durch Verlustmutation. Wenn umgekehrt zu der Erbmasse einer solchen Hühnerrasse ein Faktor hinzukommt, der die Entwicklung des Kammes so beeinflußt, daß ein Rosenkamm entsteht, so haben wir eine

Digitized by Google

Additionsmutation. Beide Arten von Mutationen haben tatsächlich unter den Augen des Experimentators stattgefunden. Besondes bei der Taufliege Drosophila sind über 200 derartige Mutationen beobachtet worden und durch Mendelanalyse für jede die Richtigkeit der Mutationsannahme bewiesen worden. Bis jetzt ist aber noch nichts sicheres über die Ursache ihrer Entstehung bekannt.

IV. Weitere Entwicklungen der Mendelschen Vererbungsgesetze.

In allen bisher besprochenen Fällen war die Mendelsche Analyse der Bastardierungsbefunde ohne weiteres aus den Grundgesetzen abzuleiten. Bei der weiteren Erforschung des Gebietes kamen aber mancherlei wichtige Tatsachen zutage, die, ohne an den Grundprinzipien etwas zu ändern, die Einführung ergänzender Vorstellungen erforderten. Von ihnen sei nunmehr die Rede.

1. Polymerie oder multiple Faktoren.

Die so bezeichnete Erscheinung schließt sich ohne weiteres an die elementaren Tatsachen an. Wir wissen, daß ein einzelner Außencharakter durch das Zusammenspiel einer ganzen Anzahl von Erbfaktoren verschiedener Art bedingt wird. Es hat sich nun gezeigt, daß es Charaktere gibt, die auf der Anwesenheit mehrerer Faktoren beruhen, von denen ein jeder der gleichen sichtbaren Eigenschaft koordiniert ist. Ein einfacher Fall ist der folgende: Bei der Kreuzung zweier Weizenrassen, von denen die eine rote, die andere farblose Körner hatte, erwies sich in F_1 die Farbe als dominant. In F_2 aber waren wieder fast alle Individuen gefärbt und nur hie und da fand sich ein farbloses, nämlich etwa eines unter 64. Alle diese Individuen wurden nun auf ihre genetische Beschaffenheit untersucht, was bei selbstbefruchtenden Pflanzen relativ leicht ist, da ihre Nachkommenschaft ohne weiteres die Beschaffenheit der Elternpflanze anzeigt. (Bei Wechselbefruchtern, also fast allen Tieren, ist das viel langwieriger, da die Möglichkeit besteht, daß die äußerlich identischen beiden Eltern genetisch ganz verschieden sind.) Dabei zeigte sich nun, daß eine Spaltung mit 3 Faktoren vorlag. Jeder dieser Faktoren ruft die farbigen Spelzen hervor, so daß jedes Individuum, das einen oder mehrere der Faktoren A B C besitzt, gefärbt ist. Aus dem Kombinationsschema für 3 Faktorenpaare (S. 13) ersehen wir, daß unter 64 Kombinationen nur eine rein rezessive aa bb cc existiert, während alle anderen wenigstens

Digitized by Google

einen der dominanten Faktoren besitzen. Somit erhalten wir das Verhältnis 63 gefärbte : 1 nicht gefärbten.

Dieser Fall hat nun eine sehr interessante Konsequenz: Bei 3 solchen „polymeren" Faktoren erhalten wir eine Spaltung von 63 : 1, bei 4 Faktoren ist es 255 : 1, bei 8 Faktoren bereits 1 048 575 : 1. Das heißt aber daß bei einer großen Zahl von polymeren Faktoren die Spaltung in der Praxis überhaupt nicht oder nur selten sichtbar wird und somit ein Fall vorgetäuscht wird, in dem statt Mendelscher Spaltung eine konstante Vererbung vorliegt. Dies mahnt daher zu großer Vorsicht solchen Fällen gegenüber, in denen keine Spaltung sichtbar ist.

Es hat sich nun gezeigt, daß das Prinzip der polymeren, oder, was das gleiche ist, der multiplen Faktoren, eine sehr weitgehende Bedeutung besitzt, da es, mit einer geringen Modifikation, in sehr vielen Fällen von Vererbung quantitativer Charaktere wie Größenwuchs, Länge, Intensitäten, in Wirkung zu sein scheint. Die Modifikation dem vorhergehenden Beispiel gegenüber besteht aber darin, daß nicht jeder der polymeren Faktoren allein den ganzen Effekt hervorruft, sondern nur einen Teil und daß sich die Teileffekte addieren. Wenn z. B. ein Größenwachstum von 60 Einheiten durch die drei Faktorenpaare AA BB CC bedingt ist, könnte jeder Einzelfaktor ein Wachstum von 10 bedingen. Individuen mit den folgenden Formeln würden dann das beigefügte Wachstum zeigen:

AA BB CC = 60
AA BB Cc = 50
AA BB cc = 40
AA Bb cc = 30
AA bb cc = 20
Aa bb cc = 10 usw.

Nehmen wir nun an, daß eine Kreuzung zwischen einer Rasse von Größe 40 und einer Rasse von Größe 100 unter den eben gemachten Annahmen durchgeführt würde, also daß jeder Faktor A, B, C einen Zuwachs von 10 zu der Grundgröße von 40 bedingt:

Große Rasse von Größe 100 × kleine Rasse von Größe 40
AA BB CC aa bb cc
F_1-Bastard Aa Bb Cc d. h. mittelgroß, Größe 70 = 40 + 30
F_2 ergibt die 64 Kombinationen von S. 13.
Von diesen haben
1 (Nr. 1) 6 Größenfaktoren (Große Buchstaben) . . = Größe 100
6 (Nr. 2, 3, 4, 9, 17, 25) 5 Größenfaktoren . . . = Größe 90
15 (Nr. 5, 6, 7, 10, 11, 12, 18, 19, 20, 26, 27, 28, 33, 41, 49) 4 Größenfaktoren . . . . . = Größe 80

Digitized by Google

20 (Nr. 8, 13, 14, 15, 21, 22, 23, 29, 30, 31, 34, 35, 36, 42, 43, 44, 50, 51, 52, 57) 3 Größenfaktoren . . . . . = Größe 70
15 (Nr. 16, 24, 32, 37, 38, 39, 45, 46, 47, 53, 54, 55, 58, 59, 60) 2 Größenfaktoren . . . . = Größe 60
6 (Nr. 40, 48, 56, 61, 62, 63) 1 Größenfaktor . . = Größe 50
1 (Nr. 64) 0 Größenfaktor . . . . . = Größe 40

Die F_2-Spaltung lautet also in Größenmaßen . . .
$= 1\,(100) : 6\,(90) : 15\,(80) : 20\,(70) : 15\,(60) : 6\,(50) : 1\,(40)$.

Das heißt, daß nur je ein Individuum der Elterngröße entspricht, alle andern über die Größen, die zwischen den Elternmaßen liegen, verteilt sind, mit der Mehrzahl etwa bei mittlerer Größe. Eine Betrachtung der Zahlenverhältnisse, in denen diese Spaltung erfolgt, zeigt nun, daß die symmetrische Reihe 1 6 15 20 15 6 1 ein Glied ist in der Reihe der Koeffizienten des Binomiums $(a + b)^n$ nämlich:

$(a + b)^2 = \mathbf{1}a^2 + \mathbf{2}ab + \mathbf{1}b^2$
$(a + b)^3 = \mathbf{1}a^3 + \mathbf{3}a^2b + \mathbf{3}ab^2 + \mathbf{1}b^3$
$(a + b)^4 = \mathbf{1}a^4 + \mathbf{4}a^3b + \mathbf{6}a^2b^2 + \mathbf{4}ab^3 + \mathbf{1}b^4$ usw.

a ſ ſ o

1 2 1
1 3 3 1
1 4 6 4 1
1 5 10 10 5 1
1 6 15 20 15 6 1 usw.

Wenn die erbliche Größe nun statt durch drei Faktorenpaare, durch 6 solche bedingt wäre, von denen jeder Faktor einen Zuwachs um 5 Größeneinheiten bedingt, so erhielten wir in F_2 13 Typen, die je 5 cm voneinander different sind und zwar im Zahlenverhältnis von:

1 : 12 : 66 : 220 : 495 : 792 : 926 : 792 : 495 : 220 : 66 : 12 : 1.

Betrachten wir nun einmal die Konsequenzen dieser Tatsache, so sehen wir ohne weiteres folgendes: Es müßten von einer solchen F_2-Generation nicht weniger als 4092 Individuen gezogen werden, damit überhaupt eine Wahrscheinlichkeit besteht, daß ein Exemplar des ursprünglichen Typus herausspaltet. Also nur in sehr großen Versuchsreihen wird die Mendelspaltung deutlich sichtbar werden. Sodann sehen wir, daß bei dieser Spaltung nicht weniger als 3500 von 4092 Individuen in die mittleren 5 Größenklassen fallen. Das heißt aber, daß selbst bei Zahlen, die in einem gewöhnlichen Versuch als reichlich bezeichnet werden können, also einige hundert Individuen, eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit be-

Digitized by Google

steht, daß überhaupt etwas von den Formen am Ende der Reihe zum Vorschein kommt, somit überhaupt keine klare Spaltung sichtbar wird. Eine weitere wichtige Konsequenz wird aus folgender Überlegung klar: Angenommen, wir haben den Versuch ausgeführt, und erhalten als kleinste Individuen in F_2 solche von Größe 60. Das wären also solche, die dem Glied mit 495 Individuen entsprächen und die 4 Wachstumsfaktoren enthalten müssen. Nehmen wir an, sie hätten die Formel Aa Bb Cc Dd ee ff. Vermehren wir diese nun, bei Pflanzen am einfachsten durch Selbstbefruchtung, zu einer F_3-Generation, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß die in F_2 fehlenden ganz kleinen Formen zum Vorschein kommen, eine wesentlich größere wie vorher, nämlich:

Zahlenverhältnis:	1	: 8 :	28 :	56 :	70 :	56 :	28 :	8 :	1
Faktorenzahl:	8	7	6	5	4	3	2	1	0
Größe:	80	75	70	65	60	55	50	45	40

Das heißt aber, daß die ganz großen Individuen in einer solchen ausgewählten F_3 aus kleinen F_2-Individuen überhaupt nicht erscheinen können, daß auch die mittleren nicht besondere Chancen haben, nämlich dieselben wie die allerkleinsten. Kurzum es folgt, daß in einem solchen Fall eine F_3-Zucht aus den größten oder kleinsten F_2-Individuen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit den betreffenden Elterntyp ergibt, der in F_2 fehlte.

Der wichtigste Punkt aber, der aus den vorhergehenden Ableitungen folgt, kann erst verstanden werden, nachdem ein paar Worte über Variation eingeschaltet sind. Wir haben bisher die bestimmten Eigenschaften, deren Vererbung studiert wurde, als etwas absolut Konstantes betrachtet. Vom Vererbungsstandpunkt aus, genotypisch, wie es genannt wird, sind sie auch konstant. In ihrem wirklichen sichtbaren Verhalten im Organismus, also phänotypisch, sind sie jedoch nicht völlig konstant, sondern einer gewissen Variation unterworfen. Man kann das vielleicht so ausdrücken, daß die Natur auf einen bestimmten Wert, sagen wir, die Größe 60, zielt, infolge der kleinen Zwischenfälle, die Außen- und Innenwelt bedingen, aber nur in einer bestimmten Anzahl von Fällen genau trifft, in andern Fällen aber etwas über oder unter das Ziel hinausschießt. Eine Pflanzenrasse von der erblichen Größe 60 wird also, wenn viele Individuen gemessen werden, eine Größenfluktuation von etwa 50 bis 70 zeigen und nur das Mittel aus zahlreichen Messungen beträgt 60. Eine jede Außeneigenschaft ist nun in der Tat einer solchen fluktuierenden Variation oder Modifikation unterworfen. Ihr Studium aber hat ergeben, daß die Fluktuation einem bestimmten Gesetz gehorcht und zwar ist es das Gesetz des Zufalls oder das Gaußsche Fehlergesetz. Es besagt, daß die Störungen, die der sogenannte Zufall, also der ge-

Digitized by Google

samte Komplex der nicht weiter analysierten Außenbedingungen, einer Beobachtung, Messung usw. verursacht, das Resultat so beeinflußt, daß eine Reihe differenter Einzelresultate hervorgebracht werden, die sich symmetrisch um einen Mittelwert gruppieren. Am häufigsten sind die Mittelglieder der Reihe, am seltensten die Außenglieder oder Plus- und Minusabweicher. Diese symmetrische Anordnung ist aber im Idealfall gleich der Anordnung des Binomialkoeffizienten, wie sie S. 37 angegeben ist. Wenn wir eine solche Reihe als Kurve ausdrücken, so erhalten wir die symmetrische Binomialkurve Abb. 7. Und ihr nähert sich tatsächlich in der Natur die Variationskurve für Erbeigenschaften. Wenn z. B. die Länge einer großen Zahl von Bohnen einer reinen homozygoten Rasse von Bohnen gemessen wird, so zeigt sich, daß ihre Größe etwa folgendermaßen um den idealen Mittelwert variiert:

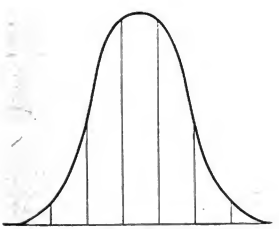


Abb. 7. Die ideale Variationskurve.

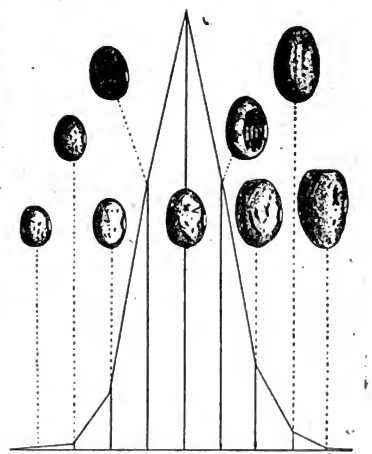


Abb. 8. Variationskurve von Bohnen. Über der Kurve die jeder Klasse zugeordneten Bohnengrößen. Unter der Kurve die Individuenzahlen zu jeder Klasse bei Zählung von 448 Stück.

Größe in mm:	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Anzahl Individ.	1	2	23	108	167	106	33	7	1

Die „Variationskurve" dieses Falls wäre also die in Abb. 8 gegebene Kurve.

Wenn wir uns nun das Spaltungsverhältnis bei polymeren Faktoren betrachten, wie es soeben abgeleitet wurde, so zeigte es ja die Zahlenverhältnisse der Binomialkoeffizienten, also genau die Variationskurve. Und da in jeder Gruppe von F_2-Kombinationen eine gewisse Fluktuation statt-

Digitized by Google

findet, so besteht tatsächlich eine solche F_2-Generation aus einer ununterbrochenen Reihe von Formen mit allen Übergängen dazwischen in binomialer Anordnung. Das aber heißt, daß wir eine solche Reihe a priori garnicht als Mendelspaltung ansehen können, da es ebensogut eine gewöhnliche Fluktuationsreihe sein könnte.

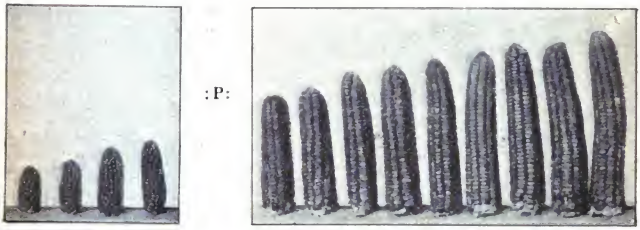
Was erlaubt uns nun trotzdem zu schließen, daß eine Mendelspaltung mit polymeren Faktoren vorliegt? Wenn wir das oben gegebene Spaltungsresultat betrachten, so mußte der durch die Faktoren bedingte ideale Größenwert in F_1 70 sein, in F_2 aber 60—80. Wenn nun um diese idealen Größenwerte herum eine Fluktuation stattfindet, so muß natürlich F_2 eine viel größere Variationsbreite besitzen als F_1, also etwa F_1 von 65—75, F_2 von 55—85. Daraus folgt, daß im Fall der Spaltung mit mehreren polymeren Faktoren zu erwarten ist, daß wir in F_1 eine Variationskurve zwischen den Elternwerten erhalten und in F_2 eine solche von wesentlich größerer Variationsbreite. In F_3 aber, die aus ausgewählten Plus- und Minusindividuen von F_2 gezogen wird, ist die ursprüngliche Elterngröße ganz oder annähernd zu erwarten, vorausgesetzt, daß eine genügende Zahl von Individuen gezogen wird.

Bei der Untersuchung der Vererbung quantitativer Charaktere, wie etwa Größe, hat man in der Tat sehr häufig dies Resultat erhalten. So wurde es etwa erhalten für die Vererbung des Größenwuchses bei Menschen, Maiskolben, Tabakblüten, Hühnerrassen, für die Vererbung der Fruchtbarkeit bei Hühnern, die der Hautfarbe bei Negern und vieles ähnliche. Als Beispiel diene der in Abb. 9 dargestellte Fall der Vererbung der Länge von Maiskolben. Oben stehen die Elternrassen mit ihrer Variationsbreite, dann die intermediäre F_1 und in der dritten Reihe die wesentlich mehr variable F_2. Die beigefügten Zahlen geben die aktuellen Variationsreihen.

Im Prinzip ist uns damit die Erscheinung bekannt, wenn sich auch mancherlei Einzelheiten noch zufügen ließen. Wir weisen nur noch auf einen Spezialfall hin. Wir nahmen es bisher als selbstverständlich an, daß jeder der polymeren Faktoren die gleiche quantitative Wirkung auf den Außencharakter, z. B. das Längenwachstum, ausübt. Das ist natürlich absolut nicht nötig. Stellen wir uns etwa vor, daß bei der Bewirkung der Länge eines Wirbeltiers u. a. zwei Faktoren in Betracht kommen, von denen der eine die Verlängerung der Wirbelkörper, der andere die Verdickung der Zwischenwirbelscheiben bedingt. Dann ist es klar, daß der erstere quantitativ viel mehr zum Endresultat beiträgt als der letztere. Eine derartige quantitativ ungleiche Polymerie kann man auch fraktioniert nennen. Es haben sich in der Tat Fälle gefunden, in denen die

Digitized by Google

♀ ♂



5	6	7	8		13	14	15	16	17	18	19	20	21
4	21	34	8		3	11	12	15	26	15	19	7	2

: P :

F_1

9	10	11	12	13	14	15
1	12	12	14	17	9	4

F_2

7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
4	5	22	25	80	145	125	91	63	27	17	6	1

Abb. 9. Vererbung der Länge von Maiskolben (polymere Faktoren).
Untere Zahlen unter dem Kolben geben die Zahl Pflanzen mit der betreffenden Kolbenlänge, obere Zahlen die Länge der Kolben in englischen Zoll an.

Digitized by Google

Analyse zu solchem Resultat führte. Als Beispiel diene die Vererbung der Größe bei Kreuzung von normalen Hühnerrassen mit Zwergrassen (nach Punnett und Bailey). Bei einer derartigen Kreuzung fand man F_1 etwa in der Mitte zwischen den beiden Größen stehend. F_2 gab dann alle Größen von groß bis klein und wurden die größten und kleinsten zur Nachzucht ausgewählt, so gaben sie in F_3 noch größere und kleinere als die ursprünglichen Elternrassen. Alle Einzelheiten der Versuche konnten folgendermaßen erklärt werden: Es sind im ganzen 4 Faktorenpaare für Größenwachstum vorhanden, Aa Bb Cc Dd. Von diesen bewirken A und B, wenn sie homozygot sind (AA, BB), einen 60 prozent. Zuwachs zu der Minimalgröße, einen 38 prozent. Zuwachs, wenn sie heterozygot sind (Aa, Bb). Ebenso produzieren C und D im homozygoten Zustand 30 prozent., im heterozygoten 25 prozent. Zuwachs. Sind nun die rezessiven Faktoren aa, bb, cc, dd vorhanden, so entsteht die Minimalgröße, ebenso mit allen dominanten AA BB CC DD die Maximalgröße. Die Erbkonstitution der schweren Rasse war AA BB CC dd und die der Zwergrasse aa bb cc DD. Die verschiedenen Erwartungen, die man aus dieser Annahme ableiten konnte, wurden erfüllt. Jedenfalls liegt, wenn nicht genau dies System, doch ein solches dieser Art vor.

2. Gekoppelte Faktoren.

Wenn wir nun wieder auf die S. 17 ff. behandelte Chromosomenlehre der Mendelschen Vererbung zurückkommen, so erinnern wir uns, daß die Spaltung mit mehreren Faktoren so erklärt wurde, daß jeder dieser Faktoren in einem besonderen Chromosom lag und daher der Wahrscheinlichkeitsverteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen folgen mußte. Daraus folgt nun ohne weiteres, daß es nicht mehr Mendelsche Faktoren mit unabhängiger Spaltung geben kann, als die reduzierte Zahl der Chromosomen beträgt. Aber es folgt noch etwas weiteres, nämlich, daß, wenn mehrere Erbfaktoren in einem Chromosom gelegen sind, sie immer bei der Vererbung zusammengehen müssen, falls nicht ein Austausch solcher Faktoren zwischen den Chromosomen stattfindet.

Wenn wir nun etwa einen Fall hätten, in dem einer der Bastardeltern die Eigenschaften rot, lang, haarig hätte, der andere aber gelb, kurz, unbehaart, die alle drei im gleichen Chromosomenpaar gelegen wären, so wäre es eine natürliche Konsequenz, daß wir in F_2 eine Spaltung in 3 rot, lang, haarig: 1 gelb, kurz, unbehaart bekämen. Die Spaltung wäre nicht zu unterscheiden von einer Spaltung mit einem Faktorenpaar oder monohybriden Spaltung und man könnte ebensogut schließen, daß ein

Digitized by Google

Faktor die drei „korrelativ" vererbten Eigenschaften hervorruft, als daß drei getrennte, aber im gleichen Chromosom gelegene oder „gekoppelte" Faktorenpaare vorhanden sind. Wir werden bald sehen, wie die sichere Entscheidung zwischen diesen beiden Alternativen getroffen werden konnte.

Zunächst ein Wort über die erste Schlußfolgerung aus der Chromosomenlehre, nämlich, daß nicht mehr selbständig und unabhängig spaltende Faktorenpaare vorhanden sein können als Chromosomenpaare. Wir erwähnten bereits die Taufliege Drosophila, bei der etwa 200 neue Mutationen beobachtet wurden, von denen eine jede mit der Stammart eine einfache monohybride Spaltung gibt. Bei dieser Fliege ist nun die Chromosomenzahl 8 oder 4 Paare (Abb. 10). Daraus folgt, daß alle

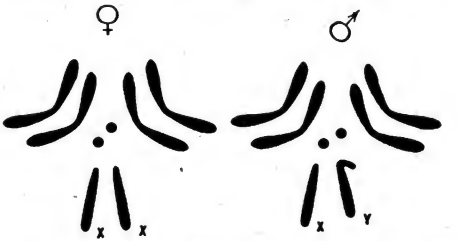


Abb. 10. Chromosomenbestand der weiblichen und männlichen Drosophila, etwas schematisiert. Nach Morgan.

diese Mutationen, falls die Theorie richtig ist, in 4 Gruppen zerfallen müssen und daß die Glieder jeder Gruppe korrelativ oder gekoppelt vererbt werden müssen. Dies ist nun tatsächlich der Fall und man kann für jede untersuchte Mutation sagen, daß der betreffende Erbfaktor im ersten, zweiten, dritten oder vierten Chromosom gelegen ist. Davon werden wir bald noch mehr hören.

Die wichtigsten und beweisendsten Fälle einer derartigen Koppelung aber haben sich gezeigt bei der sogenannten

a) Geschlechtsbegrenzte Vererbung.

Es ist schon lange bekannt, daß es Eigenschaften gibt, die in ihrer Vererbung in ganz bestimmter Weise an das Geschlecht gebunden sind. So wird z. B. die Daltonsche Farbenblindheit beim Menschen so vererbt, daß die Kinder eines farbenblinden Mannes mit einer gesunden Frau alle normal sind, daß die Enkel von der Seite der Söhne ebenfalls normal sind, dagegen die Hälfte der männlichen Enkel von Seite der Töchter

Digitized by Google

wieder farbenblind werden. Die Analyse solcher Fälle hat nun gezeigt, daß ihre Erklärung dadurch gegeben wird, daß die Erbfaktoren solcher „geschlechtsbegrenzten" Charaktere gekoppelt sind mit den Faktoren, die über das Geschlecht entscheiden. Weitere Entdeckungen machten dann die Beziehungen zu den Chromosomen klar und brachten eines der interessantesten Kapitel der Vererbungslehre ans Licht.

Die Chromosomenlehre, wie wir sie früher darstellten, erforderte, daß die Zahl der Chromosomen immer eine gerade ist, da ja Samen- und Eizelle bei der Befruchtung die gleiche Chromosomenzahl mitbringen. Das schien auch immer der Fall zu sein, bis gefunden wurde, daß bei

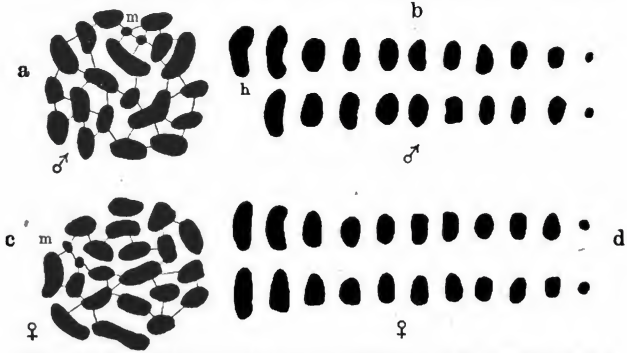


Abb. 11. Chromosomenbestand männlicher (a, b) und weiblicher (c, d) Zellen einer Wanze; in b, d sind die paarweise zusammengehörigen väterlichen und mütterlichen Chromosomen herausgezeichnet. Nach Wilson.

vielen Insekten die jungen Samenzellen eine ungerade Chromosomenzahl besaßen. Die nähere Erforschung der Verhältnisse, die dann im ganzen Tierreich bestätigt wurden, ergab, daß hier eine interessante Beziehung zum Geschlecht vorlag. Die Grundtatsachen sind die folgenden:

Wir nehmen an, daß in den unreifen Samenzellen einer Form 7 Chromosomen gefunden wurden. Von diesen erwiesen sich 3 Paare als zusammengehörig, während das 7. allein stand, keinen Partner hatte und sich oft auch durch andere Form und Größe unterschied. Als konkretes Beispiel diene der Chromosomenbestand einer Wanze (Abb. 11) mit Chromosomen in Paaren angeordnet und einem Extra-Chromosom oder X-Chromosom. Wenn solche Samenzellen nun in die Reifeteilung eingehen, finden sich die Chromosomenpaare im Äquator der Zelle zusammen,

Digitized by Google

nur das unpaare X-Chromosom steht allein. Erfolgt nun die Reifeteilung, so gelangt von jedem der drei Paare ein Partner nach jedem Pol der Zelle. Das X-Chromosom aber geht als ganzes — es hat keinen Partner — nach einem der beiden Pole. Damit aber entstehen nun zwei Sorten von Samenzellen: solche mit X und solche ohne (Abb. 11). Die Untersuchung der Eizellen ergab nun, daß sie (bei der gleichen Tierart) eine gerade Chromosomenzahl besaßen, im Beispiel acht, von denen somit 3 Paar den 3 Chromosomenpaaren der Samenzellen entsprechen, während das 4. Paar dem X-Chromosom gleich stand oder ein Paar XX darstellte. Die Reifung der Eizellen aber verlief in gewöhnlicher Weise, jede reife Eizelle erhielt 4 Chromosomen, nämlich 3 + X. Nun liegt für die Befruchtung die folgende Situation vor:

Eier:	Samenzellen:	
Alle 3 + X	1. Hälfte 3	2. Hälfte 3 + X.

Das heißt, die Befruchtung kann auf 3 Arten erfolgen:

a) Eier 3 + X befruchtet von Sperma 3 + X. Resultat ein Individuum mit 8 Chromosomen, nämlich 6 + 2 X.

b) Eier 3 + X befruchtet von Sperma 3. Resultat ein Individuum mit 7 Chromosomen, nämlich 6 + X. Nun wissen wir, daß 6 + 2 X die weibliche, 6 + X die männliche Chromosomenzahl war und das heißt nichts anderes, als daß das X-Chromosom über das Geschlecht entscheidet: Das Vorhandensein von 2 X-Chromosomen gibt Weibchen, von einem X-Chromosom Männchen. Das X-Chromosom ist das Geschlechtschromosom.

Ehe wir nun weitergehen, sei gleich die Beziehung zur Mendelschen Faktorenlehre hergestellt. Die vorhergehenden Feststellungen könnten wir auch so ausdrücken: das weibliche Geschlecht erzeugt nur eine Sorte von Gameten, nämlich alle mit X. Das männliche Geschlecht erzeugt zwei Sorten von Gameten, nämlich die Hälfte mit, die Hälfte ohne X. Wenn wir nun statt des Chromosom X einen im Chromosom enthaltenen Faktor X setzen, so könnten wir auch sagen, daß das weibliche Geschlecht homozygot ist in bezug auf den Faktor X, das männliche Geschlecht aber heterozygot. In Symbolen hieße es dann ♀ = XX ♂ = X. Und da wir gewöhnlich bei Heterozygotie das Fehlen eines Faktors durch den kleinen Buchstaben ausdrücken, so wäre es ♀ = XX, ♂ = Xx. Wenn wir uns nun an die S. 12 gemachten Erörterungen über die Rückkreuzung eines Bastards mit einem der Eltern erinnern (AA × Aa), die das Spaltungsverhältnis 1 : 1 ergab, so ist es klar, daß wir die gleiche Vorstellung auch auf unsern Fall übertragen können und sagen: in bezug auf den

Digitized by Google

Geschlechtsfaktor X ist ein Geschlecht homozygot, das andere heterozygot, die Fortpflanzung ist, soweit das Geschlecht in Betracht kommt, somit einer Bastard-Rückkreuzung vergleichbar. Durch diesen Mechanismus wird somit die Erzeugung der beiden Geschlechter in ungefähr gleicher Zahl gewährleistet. Was das bedeutet, daß der Faktor X das Geschlecht bestimmt, ist ein Problem, das nicht in diesen Zusammenhang gehört.

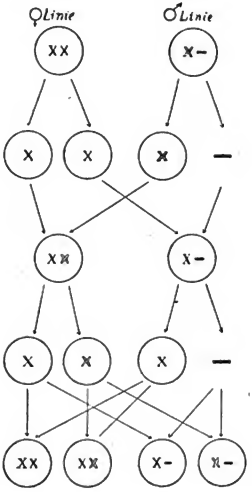


Abb. 12. Schema der Chromosomenverhältnisse bei geschlechtsbegrenzter Vererbung. 1. Reihe die Eltern, 2. Reihe deren Geschlechtszellen, 3. Reihe deren äußerlich gesunde Kinder, 4. Reihe deren Geschlechtszellen, 5. Reihe die Enkel. Die Striche zwischen 2. u. 3. resp. 4. u. 5. Reihe geben die Befruchtungsmöglichkeiten an.

Nun kommen wir wieder auf die geschlechtsbegrenzte Vererbung zurück. Ebenso wie in einem der gewöhnlichen Chromosome allerlei Faktoren lokalisiert sind, so können auch in dem X-Chromosom noch andere Faktoren liegen als der Geschlechtsbestimmer X. Ist das aber der Fall, so müssen die betreffenden Faktoren stets der Verteilung der X-Chromosome folgen und damit in regelmäßiger Weise an den Geschlechtsbestimmungs-Mechanismus gebunden sein. Wie das tatsächlich die geschlechtsbegrenzte Vererbung erklärt, sei nun an dem Fall der Farbenblindheit erläutert. (Abb. 12).

Hier verläuft die Vererbung so, daß die Kinder eines kranken Mannes mit einer gesunden Frau stets sämtlich gesund sind. Die Söhne bleiben auch gesund und sind nicht imstande, die Krankheit zu übertragen, mit ihnen erlischt die Krankheit. Die Töchter dagegen übertragen, obwohl sie selbst gesund sind, die Krankheit wieder auf die Hälfte ihrer Söhne. Die Krankheit wird also insoweit geschlechtsbegrenzt vererbt, als sie nur bei männlichen Individuen überhaupt zum Vorschein kommt, dagegen nur von gesunden weiblichen Individuen weitervererbt wird. Der Fall erklärt sich nun auf das einfachste durch die Annahme, daß der Erbfaktor, der die Erkrankung bedingt, in dem X-Chromosom lokalisiert ist. Im Schema ist das die Krankheit tragende X-Chromosom umrandet dargestellt. Wenn die Krankheit den Charakter eines Mendelschen Rezessivs hat, so kann sie

Digitized by Google

nicht sichtbar sein, wenn ein Individuum in ihr heterozygot ist, also auch die dominante Eigenschaft für Gesundheit gleichzeitig mitbesitzt. Nun hat ein jedes weibliche Individuum ja in seinen Zellen, wir wir wissen, 2 X-Chromosomen. Das eine erhält es bei der Befruchtung von der Mutter, das andere vom Vater. War der Vater krank und die Mutter gesund, so hat es ein krankes und ein gesundes X-Chromosom. Wenn die Gesundheit über Krankheit dominiert, so ist also das Individuum gesund, obwohl es ein Chromosom mit Krankheitsträger enthält. Das ist bei den Töchtern der Fall. Die Männer hingegen besitzen in ihren Zellen nur ein X-Chromosom; ist also in diesem X-Chromosom der Krankheitskeim lokalisiert, so muß die Krankheit an ihnen sichtbar werden, da ein zweites X-Chromosom, dessen Eigenschaften dominieren könnten, nicht vorhanden ist, das X-Chromosom beim Mann ja keinen Partner hat. Ein männliches Individuum also mit krankem X-Chromosom wird stets die Krankheit sichtbar zeigen. Heiratet nun ein solcher kranker Mann mit einem kranken X-Chromosom eine gesunde Frau, so erhalten seine Töchter vom Vater ein krankes und von der Mutter ein gesundes X-Chromosom; sie sind also nach dem, was wir eben hörten, gesund, besitzen aber ein krankes X-Chromosom. Die Söhne dagegen erhalten vom Vater ja kein X-Chromosom, vielmehr das eine, das sie besitzen, nur von der Mutter. Dieses ist aber gesund, sie selbst somit auch gesund und auch nicht imstande, eine Krankheit zu übertragen. Heiratet nun eine gesunde Tochter, die aber ein krankes und ein gesundes X-Chromosom besitzt, einen gesunden Mann, so ergeben sich bei der Befruchtung folgende Möglichkeiten: Die Frau bildet zwei Sorten von Eiern, solche mit einem gesunden X-Chromosom und solche mit einem kranken X-Chromosom. Der Mann hingegen bildet zwei Arten von Samenzellen, weibchenbestimmende mit einem gesunden X-Chromosom und männchenbestimmende ohne X-Chromosom. Bei der Befruchtung sind somit vier Möglichkeiten gegeben. Es können gebildet werden: 1. Töchter mit einem gesunden X-Chromosom von der Mutter und einem gesunden von dem Vater; 2. Töchter mit einem kranken X-Chromosom von der Mutter und einem gesunden vom Vater; 3. Söhne mit einem gesunden X-Chromosom von der Mutter und 4. Söhne mit einem kranken X-Chromosom von der Mutter, und das heißt nichts anderes, als die Hälfte der Söhne ist gesund, die Hälfte ist krank, sämtliche Töchter sind gesund, aber die Hälfte ist imstande, wieder die Krankheit, die sie latent besitzen, weiter zu übertragen. Also auch hier gibt uns das Resultat der Zellforschung eine einfache Erklärung für die Gesamtheit der Tatsachen, und das trifft für sämtliche anderen bisher bekannt gewordenen Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung ebenfalls zu.

Digitized by Google

Was nun für diesen einen Faktor galt, gilt ebenso für alle, d. h. ein jeder Faktor, der im Geschlechtschromosom liegt, muß geschlechtsbegrenzte Vererbung zeigen oder, anders ausgedrückt, mit dem Geschlechtsfaktor gekoppelt sein. Tatsächlich hat man bei der Taufliege Drosophila eine ganze Reihe von solchen Faktoren entdeckt, die sich alle genau nach Erwartung verhalten.

Wir haben es bisher als typisch angenommen, daß das weibliche Geschlecht das homozygote ($2x = ♀$), das männliche das heterozygote ($x = ♂$) ist. Es ist eine der Merkwürdigkeiten der Natur, für die bisher noch keine zufriedenstellende Erklärung gefunden ist, daß es auch Organismen gibt, bei denen zweifellos das weibliche Geschlecht heterozygot ist in bezug auf den geschlechtsdifferenzierenden Faktor, das männliche aber homozygot. Zu der ersten Gruppe (männliche Heterozygotie) gehören viele Insekten, Würmer und die Säugetiere samt Mensch. Zu der letzten Gruppe (weibliche Heterozygotie) Schmetterlinge und Vögel. Es sei dem gleich zugefügt, daß als einer der wichtigsten Triumphe der Chromosomenlehre der Mendelschen Vererbung die Tatsache gelten kann, daß der Entdeckung der weiblichen Heterozygotie der Schmetterlinge im Vererbungsexperiment bald auch der Nachweis folgte, daß tatsächlich in den Eiern mancher Schmetterlinge ein X-Chromosom, in den Samenzellen aber zwei vorhanden sind. Wir wollen nun den klassischen Fall der geschlechtsbegrenzten Vererbung bei Schmetterlingen betrachten, einmal um die Verhältnisse bei weiblicher Heterozygotie zu illustrieren, sodann aber, um uns über die logischen Beziehungen zwischen der mendelistisch-symbolischen Formulierung und der Erklärung der Faktorenverteilung durch den Chromosomenmechanismus klar zu werden.

Es handelt sich um die Kreuzung des Stachelbeerspanners Abraxas grossulariata mit einer rezessiven Varietät (Mutation) lacticolor, die sich von der Stammart durch Aufhellung des Flügelmusters unterscheidet. Aus der Natur war diese Varietät nur im weiblichen Geschlecht bekannt. Die Kreuzung der beiden Rassen ergab nun in F_1 nur Individuen vom grossulariata-Typ, d. h. daß der grossulariata-Charakter über den lacticolor-Charakter dominant ist. F_2 hieraus aber ergab eine typische Spaltung von 3 gross.: 1 lact., aber alle lacticolor waren Weibchen. Dies zeigt ohne weiteres schon, daß der lacticolor-Charakter geschlechtsbegrenzt vererbt wird. Wurde nun aber ein lacticolor-Weibchen mit einem F_1-Männchen (aus lacticolor ♀ × grossulariata ♂) gepaart, so trat die erwartete Spaltung von 1 gross.: 1 lactic. auf, beide Sorten aber waren in beiden Geschlechtern vorhanden. Daraus leitet sich nun die Mendelsche Erklärung des Falls folgendermaßen ab: der dominante grossulariata-

Digitized by Google

Faktor heiße G, dann ist der zugehörige rezessive lacticolor-Faktor g. Das Weibchen ist heterozygot im Geschlechtsfaktor, also Xx, das Männchen homozygot, also XX. Wir stellen die Mendelsche und die Chromosomenformulierung zum Vergleich nebeneinander:

1. Das grossulariata-Weibchen ist Xx Gg, d. h. es ist auch im Faktor G immer heterozygot. Daß es trotzdem normalerweise keine andere als grossulariata-Nachkommenschaft erzeugt, kommt daher, daß X und G „gekoppelt" sind, d. h. bei der Gametenbildung immer zusammengehen. Die Form Xx Gg (also doppelheterozygot) bildet daher nicht die erwarteten 4 Gametensorten XG, Xg, xG, xg, sondern bloß zwei, nämlich XG und xg. Man könnte die Formel deshalb auch schreiben: (XG) (xg).

2. Das grossulariata-Männchen (homozygot) enthält die Faktoren XX und GG. Es bildet also mit und ohne Kopplung nur Gameten XG.

3. Das lacticolor-Weibchen enthält den heterozygoten Geschlechtsfaktor Xx, aber keinen G-Faktor. Seine Formel ist also Xx gg. Die Hälfte der Gameten enthält somit Xg, die andere Hälfte xg.

4. F_1 lact. ♀ × gross.-♂
XX gg XX GG
Gameten:
Xg und xg XG
F_1 $^1/_2$ XXGg $^1/_2$ XxGg
Da G über g dominiert, zeigen alle Individuen den Typus grossulariata. Erstere sind Männchen, letztere Weibchen.
Das F_1-Männchen ist heterozygot in G.

5. F_2 aus F_1 Nr. 4.
♀ Xx Gg × ♂ XX Gg
Gameten des Weibchens wegen der Kopplung von X und G
$^1/_2$ XG $^1/_2$ xg

♂. Das grossulariata-Weibchen hat ein X-Chromosom, in dem außer dem Faktor X auch G lokalisiert ist. Es bildet also Gameten mit X-Chromosom und solche ohne, d. h. Gameten, die die Faktoren X und G im X—X-Chromosom enthalten und solche, die sie nicht enthalten können und deshalb als xg bezeichnet werden. (Letztere könnten gerade so gut auch Null—Null heißen.)

2. Das grossulariata-Männchen besitzt zwei-X-Chromosomen, deren jedes außer X noch G enthält. Alle Gameten haben also ein X-Chromosom mit XG.

3. Das lacticolor-Weibchen hat ein X-Chromosom ohne einen G-Faktor. Die Hälfte der Gameten besitzt somit ein X-Chromosom, die andere Hälfte keins. Aber im X-Chromosom ist kein G-Faktor enthalten, was auch geschrieben werden kann: es enthält g.

4. F_1 lact. ♀ × gross.-♂
Ein X-Chromosom mit g. Zwei X-Chromosomen jedes mit G.
Gameten:
a) X-Chrom. mit g. X-Chrom. mit G.
b) keines
F_1 $^1/_2$ Zwei X-Chrom., eins mit, eins ohne G = ♂ gross.
$^1/_2$ Ein X-Chrom. mit G = ♀ gross.
Das F_1-Männchen hat nur in einem X-Chromosom den Faktor G.

5. F_2 aus F_1 Nr. 4.
♀ Ein X-Chrom. mit G.
♂ zwei X-Chromosome, davon eines mit G.
Gameten des ♀: Zur Hälfte ein X-Chromosom mit G, die andere Hälfte ohne X-Chromosom.

Digitized by Google

Gameten des ♂:
$^1/_2$ XG $^1/_2$ Xg.

Es sind 4 Befruchtungskombinationen möglich:

1. Eier XG mit Samen XG
2. „ „ „ „ Xg
3. „ xg „ „ XG
4. „ xg „ „ Xg.

Nr. 1. XX GG sind gross.-♂ (homozygot in G).

Nr. 2. XX Gg sind gross.-♂ (heterozygot in G).

Nr. 3. Xx Gg sind gross.-♀

Nr. 4. Xx gg sind lactic.-♀

Das ist obengenanntes Resultat mit geschlechtsbegrenzter Vererbung.

Gameten des ♂: Eine Hälfte ein X-Chromosom mit G, andere Hälfte ein X-Chromosom ohne G, d. h. mit g.

4 Befruchtungsmöglichkeiten sind vorhanden, die wir in Form der x-Chromosomen mit den darin enthaltenen Faktoren geben:

1. $\left[\begin{smallmatrix}X\\G\end{smallmatrix}\right]$ $\left[\begin{smallmatrix}X\\G\end{smallmatrix}\right]$ = ♂ gross. (homoz.)
2. $\left[\begin{smallmatrix}X\\G\end{smallmatrix}\right]$ $\left[\begin{smallmatrix}X\\g\end{smallmatrix}\right]$ = ♂ gross. (heteroz.)
3. $\left[\begin{smallmatrix}X\\G\end{smallmatrix}\right]$ = ♀ gross.
4. $\left[\begin{smallmatrix}X\\g\end{smallmatrix}\right]$ = ♀ lact.

Wir überlassen es dem Leser, sich in gleicher Weise das Resultat der oben genannten Rückkreuzung lact. ♀ × F_1 ♂ abzuleiten. Ein Vergleich der beiden Darstellungen erscheint uns nun sehr lehrreich. Wir sehen, daß wir diesen wie andere Fälle in der Mendelschen Symbolik ausdrücken können, wenn wir eine solche Annahme machen wie die feste Koppelung der Faktoren X und G. Die Chromosomenlehre aber zeigt uns, was die Koppelung in Wirklichkeit darstellt. Die Wichtigkeit dieser Tatsache wird aber noch klarer, wenn wir die folgenden Bemerkungen durchdenken:

Wir nehmen an, daß das heterozygote weibliche Geschlecht die Formel Xx hatte, das homozygote männliche XX. Nehmen wir nun einmal an, daß wir nichts von Chromosomen wüßten. Die aus den Experimenten hervorgehende Tatsache ist dann, daß das weibliche Geschlecht in einem Geschlechtsfaktor heterozygot, das männliche aber homozygot ist. Wir können nun, ohne an den Tatsachen zu rütteln, sagen, daß wir hier einen Weiblichkeit hervorrufenden Faktor W im weiblichen Geschlecht haben, der dem männlichen Geschlecht fehlt und erhielten dann die Formeln:

Ww = Weibchen ww = Männchen.

Betrachten wir nun den Abraxasfall unter dieser Formulierung, so heißt im Ausgangsversuch das

lacticolor-Weibchen Ww gg — grossulariata-♂ ww GG.
F_1-♀ Ww Gg — F_1-♂ ww Gg

Digitized by Google

Würden wir nun die gleiche Annahme wie oben machen, daß W und G gekoppelt sind, so erhielten wir:

Gameten des F_1-Weibchens WG und wg
„ „ „ -Männchens wG „ wg
F_2-Kombinationen: 1. Ww GG = gross.-♀
2. Ww Gg = gross.-♀
3. ww Gg = gross.-♂
4. ww gg = lact.-♂

Dies ist aber gar nicht das Resultat, sondern seine Umkehrung, da in Wirklichkeit nur lact.-Weibchen erschienen waren. Denkt man dies durch, so zeigt sich, daß der Fehler an der Annahme lag, daß W und G gekoppelt sind. Bei der jetzt benutzten Formulierung der Geschlechtsfaktoren muß vielmehr die Annahme gemacht werden, daß zwischen W und G in den Gameten eine „Abstoßung" erfolgt, so daß sie nie in die gleiche Gamete kommen können. Unter dieser Annahme läuft nun die Formulierung so:

F_1-Weibchen Ww Gg F_1-Männchen ww Gg
Gameten Wg und wG wG und wg
F_2-Kombinationen: 1. Ww Gg = gross.-♀
2. Ww gg = lact.-♀
3. ww GG = gross.-♂
4. ww Gg = gross.-♂

Dies ist das richtige Resultat.

Es bedarf wohl nicht vieler Worte, um aus dieser Erörterung den Schluß zu ziehen, daß die Erkenntnis des Chromosomenmechanismus der Faktorenverteilung einen außerordentlichen Fortschritt der rein symbolischen Formulierung gegenüber bedeutet, wie die folgenden Abschnitte es noch deutlicher machen werden. Auf wie sicherer Basis aber diese Chromosomenlehre, besonders im Gebiet der Geschlechtschromosomen, ruht, soll nun noch an einem wichtigen Beweisstück gezeigt werden.

Aus der Geschlechtschromosomenlehre geht ohne weiteres hervor, daß bei männlicher Heterozygotie (♂ 1 X ♀ 2 X) jedes Männchen sein X-Chromosom von der Mutter erhält. Enthielt nun die Mutter in ihrem Geschlechtschromosom einen rezessiven Faktor, so muß der Sohn ihn unter allen Umständen erben, da er ja kein zweites X-Chromosom besitzt, in dem ein dominanter Faktor liegen könnte, der den rezessiven unterdrückt. Umgekehrt erhält jedes Weibchen eines seiner beiden X-Chromosome von dem Vater. Wenn dieser nun in seinem Geschlechtschromosom einen dominanten Faktor besaß, so muß ihn die Tochter erhalten und auch zeigen, da er ja eben dominant ist. Ein aktueller Versuch be-

Digitized by Google

zieht sich nun auf die Taufliege Drosophila und zwar auf eine Kreuzung zwischen Weibchen mit weißen und Männchen mit roten Augen. Rot ist in diesem Fall dominant über weiß. Das Resultat dieser Kreuzung ist nach allem Vorausgehenden weiße Männchen und rote Weibchen. Dies traf auch im Experiment zu, nur gelegentlich einmal unter Tausenden kamen die theoretisch unerlaubten Kombinationen rote Männchen und weiße Weibchen vor. Die genaue Untersuchung des Erbverhaltens dieser „unerlaubten" Individuen führte nun zu sehr wichtigen Resultaten. Ehe wir sie schildern, müssen wir aber ein paar Worte einfügen, um eine bisher nicht berücksichtigte Tatsache in bezug auf die Geschlechtschromosomen nachzutragen.

Wir sprachen bisher bloß von dem Vorhandensein eines X-Chromosoms im männlichen und von 2 X-Chromosomen im weiblichen Geschlecht, nahmen also den Fall an, daß im männlichen Geschlecht das X-Chromosom überhaupt keinen Partner hat. Bei sehr vielen Tieren liegt nun eine Modifikation dieses Verhaltens vor, die darin besteht, daß das X-Chromosom einen Partner besitzt, das Y-Chromosom, dem aber die für die Geschlechtsbestimmung in Betracht kommenden Substanzen fehlen. Eine XY-Gruppe hat also, soweit das Geschlecht in Betracht kommt, dieselbe Wirkung wie ein X. Drosophila gehört nun zu diesen Tieren; die Geschlechtschromosomen des Männchens sind daher XY, die des Weibchens XX. Das Y-Chromosom ist hier daran kenntlich, daß es eine Hakenform hat, was bei den Abbildungen zum folgenden zu beachten ist. (Siehe auch Abb. 10.)

Es hat sich nun gezeigt, daß die eben erwähnten Ausnahmsindividuen ihre Erklärung dadurch finden, daß in vereinzelten Eiern die Reifeteilung abnorm verläuft. Eigentlich sollen ja bei allen Reifeteilungen Eier mit einem X-Chromosom entstehen. Die Abnormität besteht nun darin, daß, anstatt daß ein X-Chromosom nach jedem Pol der Teilungsfigur geht, beide nach einem Pol gehen. Somit entstehen reife Eier, die entweder je zwei X-Chromosome besitzen oder gar keins. Jedes dieser X-Chromosome besitzt aber den Faktor für weiß. Wird ein solches Weibchen nun mit einem roten Männchen gekreuzt, so liegen 4 Befruchtungsmöglichkeiten vor, die nebenstehende Abb. 13 illustriert.

1. Ein 2 X-Ei wird befruchtet von einem Spermatozoon mit X. Das männliche X enthält den dominanten Rotfaktor, es entstehen rote Weibchen mit 3 X.
2. Ein ebensolches Ei wird vom Sperma mit Y-Chromosom befruchtet. Es entsteht ein Weibchen mit 2 X und einem Y-Chromosom, das

Digitized by Google

nun nur die Weißfaktoren besitzt. Dies sind die weißen Ausnahmsweibchen.

3. Ein Ei ohne X-Chromosom wird vom Sperma mit X-Chromosom befruchtet. Das männliche X-Chromosom besitzt den Rotfaktor, es entsteht also ein rotes Männchen (1 X gibt Männchen) und das ist das Ausnahmsmännchen.
4. Ein Ei ohne X-Chromosom wird vom Sperma mit Y-Chromosom befruchtet; es entsteht eine Kombination ohne X-Chromosom, die nicht lebensfähig ist.

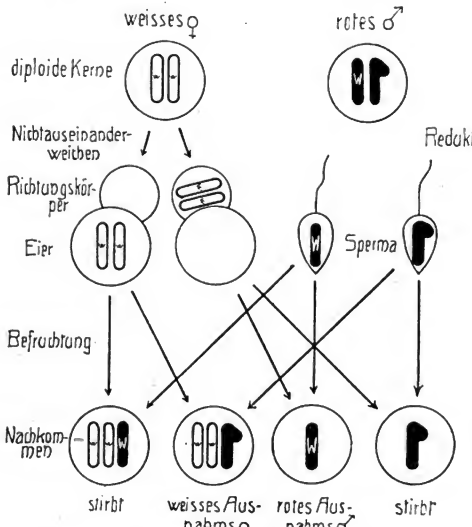


Abb. 13. Schema des primären Auseinanderweichens der X-Chromosomen von Drosophila. Erklärung im Text. Nach Bridges.

Falls diese Erklärung richtig ist, muß sich nun erstens nachweisen lassen, daß in dergrtigen Zuchten die betreffenden Individuen solche Chromosomenverhältnisse zeigen. Dieser Nachweis ist gelungen. Sodann muß man ja aus den Chromosomenverhältnissen solcher Individuen ableiten können, welche Art von Nachkommenschaft sie bei weiterer Zucht

Digitized by Google

oder bei Ausführung neuer Bastardierungsoperationen geben müssen. In allen ausgeführten Versuchen erfüllten sich die vorausgesagten Erwartungen. So brachte die Analyse dieses abnormen Vererbungsfalles den schönsten Beweis für die Richtigkeit der Chromosomentheorie der geschlechtsbegrenzten Vererbung, den man sich nur wünschen kann.

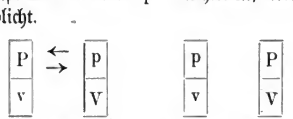
b) Unvollkommene Koppelung oder Faktorenaustausch.

Die im vorigen Abschnitt vorgeführten Tatsachen zeigten uns, daß Faktoren, die im gleichen Chromosom gelagert sind, völlig gekoppelt (correliert) vererbt werden müssen, wenn die Grundtatsachen, auf denen wir fußten, richtig sind. Die wichtigste dieser Tatsachen war, daß bei der Reifeteilung der Geschlechtszellen ganz intakte Chromosomen voneinander getrennt werden. Es folgt daraus, daß nur dann, wenn diese Regel nicht völlig zutrifft, event. eine Möglichkeit besteht, daß auch im gleichen Chromosom gelagerte Faktoren bei der Reifeteilung voneinander getrennt werden, also im Experiment eine Spaltung zeigen. Ein konkreter Fall wird uns am besten zeigen, was das bedeutet.

Es gibt eine Hühnerrasse, die blauen Andalusier, von der es bekannt ist, daß es nicht gelingt, sie in Reinzucht zu erhalten. Ihre Nachkommenschaft besteht stets aus ca. $^1/_4$ schwarzen, $^2/_4$ blauen und $^1/_4$ schmutzig-weißen. Daraus folgt, daß die blaue Rasse in einem Faktor heterozygot ist, der immer wieder aufspalten muß. Nun ist das Blau der Andalusier keine intermediäre Farbe zwischen schwarz und weiß. Und der Vergleich mit anderen Kreuzungsresultaten hat zur Überzeugung geführt, daß hier mehr wie ein Faktor beteiligt sein muß. Es dürfte sich um die folgenden zwei Faktoren handeln: a) ein Faktor für reiche Pigmentierung P, dessen Anwesenheit die dichte Farbe der schwarzen Hühner erzeugt; dessen Abwesenheit (p) die kaum pigmentierten weißen Hühner bedingt. b) Ein Faktor für die eigenartige feine Verteilung des Pigments, die uns als blau erscheint (eigentlich richtiger schiefergrau), V, der auf dichte Pigmentierung diesen verteilenden Einfluß ausübt. Die schwarze Form heiße nun (Pv), die weiße (pV) und die beiden Faktoren lägen im gleichen Chromosomenpaar. Der Bastard ist dann Pp Vv = blau. Die F_2-Spaltung aber erfolgt, als ob nur ein Faktor vorhanden wäre, da (Pv) und (pV) immer beisammen bleiben müssen, gekoppelt sind. (Man vergleiche dies mit dem Verhalten des Walnußkamms, S. 30), dessen zwei bestimmende Faktoren in verschiedenen Chromosomen zu liegen scheinen, also selbständig spalten). Auf diese Weise ist natürlich ein rein züchtendes blaues Andalusierhuhn PP VV unmöglich.

Digitized by Google

Überlegen wir uns nun, wie eine solche Rasse trotzdem zustande kommen könnte: da ist nur eine Möglichkeit sichtbar, nämlich die, daß, wenn die Chromosomenpaare zur Reifeteilung zusammen kommen, aus irgend einem Grund ein Austausch der Faktoren in den Geschwisterchromosomen stattfände, so, daß nun die Chromosomen anstatt (Pv) und (pV), die Faktorenpaare PV und pv enthielten, wie es das folgende Schema versinnbildlicht.



vor dem Austausch nach dem Austausch

Nun ist PV in einem Chromosom vorhanden und die rein züchtende blaue Rasse könnte erhalten werden. Der hier theoretisch angenommene Vorgang ist ein „Faktorenaustausch" zwischen den Chromosomenpaarlingen im Bastard. Da dadurch die normale Korrelation zwischen den Faktoren durchbrochen wird, könnte man es auch „Bruch der Korrelation" nennen und da die normale Koppelung in den Fällen des Austausches unterbrochen wird, auch „partielle Koppelung".

Die experimentellen Studien haben haben nun ergeben, daß dieser Faktorenaustausch etwas recht häufiges ist und seine Analyse hat zu höchst bedeutsamen Resultaten geführt. Welches sind nun die Erkennungszeichen eines solchen Austauschs? Im eben gegebenen Beispiel war es die Tatsache, daß Kombinationen, die eigentlich nicht vorkommen sollten, in einer gewissen Anzahl von Fällen auftraten. Natürlich kann man das Gleiche auch von der entgegengesetzten Seite aus betrachten: Wenn in einer Mendelspaltung, sagen wir mit 2 Faktorenpaaren, die erwarteten Zahlenverhältnisse nicht zutreffen, sondern zwei der 4 Typen in solchen Zahlen erscheinen, daß man annehmen muß, daß zwei der 4 Gametensorten in zu geringer Zahl gebildet wurden, dann kann man annehmen, daß die betreffenden Gameten durch Faktorenaustausch oder Durchbrechung einer Koppelung entstanden sind. Das folgende Beispiel wird dies ohne weiteres klar machen:

Zwei Faktorenpaare bei der Taufliege sind grauer und gelber Körper und rote gegen weiße Augen. Grau und rot sind dominant über gelb und weiß. Symbolisch heißen also die Faktorenpare G = grau, g = gelb, R = rot, r = weiß. Alle diese Faktoren sind im X-Chromosom gelegen. Es werde nun ein gelb-weißes Weibchen mit einem grau-roten Männchen gekreuzt. Die Chromosomenverhältnisse (nur die beiden X-Chromosomen) sind dann die:

Digitized by Google

gelb-weißes ♀ grau-rotes ♂

Die Chromosomenverhältnisse des Bastards daraus müssen aber sein:

F_1-Weibchen grau-rot F_1-Männchen gelb-weiß

Wenn nun die beiden Faktoren nicht zwischen den beiden X-Chromosomen ausgetauscht würden, bildeten die F_1-Weibchen zwei Sorten von Eiern, nämlich solche mit X G R und solche mit X g r. Diese befruchtet von den zwei Sorten Spermien, nämlich X g r und Y, ergäben die Weibchensorten:

X G R X g r = grau-rot und X g r X g r = gelb-weiß, und die Männchensorten:

X G R Y = grau-rot und X g r Y = gelb-weiß.

In Wirklichkeit erscheinen aber außerdem noch etwa 1% der unerwarteten Kombinationen grau-weiß und gelb-rot, nämlich im Idealfall: 49,45% graurot: 49,45% gelb-weiß: 0,55% grau-weiß: 0,55% gelb-rot.

Das heißt aber daß in etwa 1% der Fälle ein Faktorenaustausch zwischen den beiden X-Chromosomen des Weibchens stattfand, so daß außer den beiden oben gegebenen Eisorten noch je 0,55% solcher gebildet wurden mit einem X-Chromosom X G r oder X g R durch Austausch im F_1-

Weibchen, wie er sich durch das Chromosomenschema aus-

drücken ließe.

Betrachten wir das Resultat dieses Falls nun einmal gänzlich unabhängig von der Chromosomenlehre, also unter der Voraussetzung, daß wir gar nichts davon wüßten, daß die beiden Faktoren G und R im gleichen Chromosom liegen, also eigentlich gekoppelt sind, so können wir nur das folgende sagen: Bei der Bildung der Gameten des Bastards herrscht sichtlich nicht die freie und wahllose Kombinationsfähigkeit der Faktoren, die jede denkbare Kombination in gleicher Zahl erzeugen läßt. Es scheint vielmehr, daß gewisse Kombinationen bevorzugt werden, andere sich nur schwer zusammenfinden. Und die Untersuchung zahlloser solcher Fälle hat gelehrt, daß es die Faktorenkombinationen der ursprünglichen Bastardeltern sind, die am häufigsten gebildet werden, die neuen Rekombinationen aber die, die am seltensten erscheinen. Wenn z. B. gekreuzt werden die Formen AA BB mit aa bb, dann bildet der Bastard Aa Bb an Gameten: 10 AB : 1 Ab : 1 aB : 10 ab oder sonst ein ähnliches Zahlenverhältnis. (Anstatt wie im typischen Fall: 1 : 1 : 1 : 1.) Es ist klar, daß die Mendelsche Analyse nicht über diesen Punkt hinauskommen kann. Warum diese Vermehrung einer Gametensorte auf Kosten der andern stattfindet, wird erst erklärt, wenn wir die Faktoren als in den Chromosomen gelagert betrachten.

Tun wir das aber, so ist die einfache Erklärung die, daß die Faktoren, die eine solche Erscheinung zeigen, im gleichen Chromosom liegen und daher eigentlich völlig verkoppelt vererbt werden sollten, daß aber in einer bestimmten Prozentzahl von Fällen ein Austausch der Faktoren eines Paares zwischen den Chromosomenpaarlingen stattfindet. Wann und wie findet nun dieser Austausch statt? Die experimentelle Verfolgung der Tatsachen hat zu einer Antwort geführt, die eine Fülle weiterer bedeutsamer Entdeckungen mit sich brachte.

Wir haben nun des öfteren schon von der Taufliege Drosophila gehört, bei der in Morgans Experimenten weit über 200 Mutationen unter den Augen des Experimentators auftraten und in ihrem Erbverhalten studiert wurden. Wir erfuhren, daß all diese Mutationen in vier Gruppen zerfielen und daß die Glieder jeder Gruppe sich als miteinander gekoppelt erwiesen, wie es bei dem tatsächlichen Vorhandensein von 4 Paar Chromosomen zu erwarten ist. Das Studium des Erbverhaltens der betreffenden Faktoren, das mit außerordentlich hohen Individuenzahlen durchgeführt

Digitized by Google

werden konnte, ergab nun, daß die Koppelung keine vollständige ist, sondern eine partielle, indem in einer gewissen Zahl von Fällen auch die F_2-Kombinationen auftraten, die bei vollständiger Koppelung fehlen mußten. Es fand also ein Faktorenaustausch zwischen den Partnern eines Chromosomenpaares statt. Es wurde nun für jede Kombination von zwei Faktoren, die in einem Chromosom lagen, das Maß des Austauschs festgestellt, und dabei zeigte sich, daß eine außerordentliche Regelmäßigkeit vorlag. Wir wollen hinfort die unter der Annahme völliger Koppelung unerwarteten, durch Faktorenaustausch entstandenen Gameten die Austauschgameten nennen und die aus ihnen hervorgehenden unerwarteten Kombinationen die Austauschkombinationen resp. Austauschindividuen. Nehmen wir an, in dem 1. Chromosom sind die Faktoren A, B, C, D festgestellt. Dann erschien bei der Kreuzung von AA BB mit aa bb ein bestimmter Prozentsatz der unerwarteten Kombinationen mit Ab und aB. Ebenso war der Prozentsatz typisch und verschieden für AC oder AD usw. Ferner war der betreffende Prozentsatz der gleiche, wenn anstatt von AA BB mit aa bb, AA bb mit aa BB gekreuzt wurde, wo die Kombinationen mit AB und ab die unerwarteten sind, oder mit andern Worten, der Prozentsatz der Austauschindividuen ist für zwei gegebene Faktoren konstant, gleichgültig, in welcher Kombination die Faktoren von den Eltern in die Kreuzung gebracht wurden. Wurden nun aber die Prozentzahlen für verschiedene Faktorenkombinationen verglichen, so zeigte sich, daß, wenn die Zahlen etwa für AB und AC bekannt sind, die Zahl für AC daraus berechnet werden kann. Die Bedeutung dieser Tatsachen wird sogleich klar werden, wenn wir die daraus abgeleitete Erklärung für das Faktorenaustauschphänomen nunmehr geben.

Im Leben jeder Geschlechtszelle geht den Erscheinungen der Reifeteilung eine Periode voraus, in der allerlei komplizierte Vorgänge an den Chromosomen zu beobachten sind. U. a. kommt es vor, daß die zusammengehörigen Chromosomenpaare sich zopfartig umeinanderschlingen, wie es Abb. 14b zeigt. Wenn diese Schlingen nun wieder gelöst werden, so wäre es denkbar, daß im Gefolge von Verklebungen an den Überkreuzungsstellen Teilstücke der Chromosomen zwischen zwei Windungen miteinander vertauscht werden, so wie es Abb. 14c—e ohne weiteres demonstriert. Alle Faktoren, die in dem ausgetauschten Stück liegen, haben, damit einen „Faktorenaustausch" erlitten, wie ebenfalls die Abb. 14 für die Faktoren GR zeigt, und die Gameten, die die betreffenden Chromosomen erhalten, sind Austauschgameten. Nehmen wir nun an, daß der Verklebungspunkt an irgend einer Stelle des Chromosoms auftreten kann und daß die Faktoren im Chromosomen angeordnet sind wie die Perlen in einer Perlen-

Digitized by Google

schnur, so ist es klar, daß Faktoren, die nahe beieinander liegen, eine große Chance haben, beieinander zu bleiben, aber daß, je weiter zwei Faktoren auseinander liegen, um so größer die Wahrscheinlichkeit ist, daß die Verklebungsstelle zwischen sie fällt und damit der Austausch der Chromosomenstücke sie auf verschiedene Seiten bringt. Mit anderen Worten: wenn der Faktorenaustausch wirklich so stattfindet, wie angenommen, so bedeutet eine geringe Zahl von Austauschgameten, daß die Faktoren im Chromosom nahe beisammen liegen und die große Zahl von Austauschgameten, daß die betreffenden Faktoren weit auseinander liegen; der Prozentsatz der typischen Austauschgameten ist somit ein relatives Maß für die Entfernung der Faktoren im Chromosom. Wir sehen nun ohne weiteres, daß die vorher genannten Haupttatsachen mit dieser Erklärung

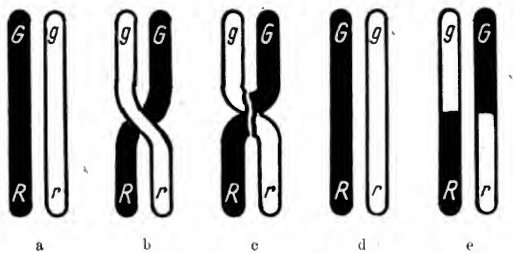


Abb. 14. Austausch von Chromosomenteilen und Faktoren.

übereinstimmen: denn wir lernten, daß die Austauschzahl für ein gegebenes Faktorenpaar konstant ist und daß die Zahlen für AB und AC die für BC bestimmen.

Betrachten wir nun ein konkretes Beispiel. Unter den so oft genannten Erbrassen der Taufliege Drosophila finden sich solche, die anstelle der normalen roten Augen weiße Augen haben; sodann solche, die anstelle normaler langer Flügel Miniaturflügel haben; und sodann solche, die anstelle runder Augen längliche Augen besitzen. Bei der Kreuzung dieser Rassen mit der Wildform zeigt es sich, daß die genannten Charaktere auf je einem Mendelfaktor beruhen und daß jeder einzelne geschlechtsbegrenzt vererbt wird und daher im X-Chromosom liegt. Wenn nun eine Fliege mit den Charakteren weiße und längliche Augen mit einer normalen gekreuzt wird, so sollte es in F_2 wieder nur die Kombination weiß länglich und normal (rot-rund) geben, falls kein Faktorenaustausch zwischen den beiden X-Chromosomen des Weibchens stattfindet. Tatsächlich erscheinen

Digitized by Google

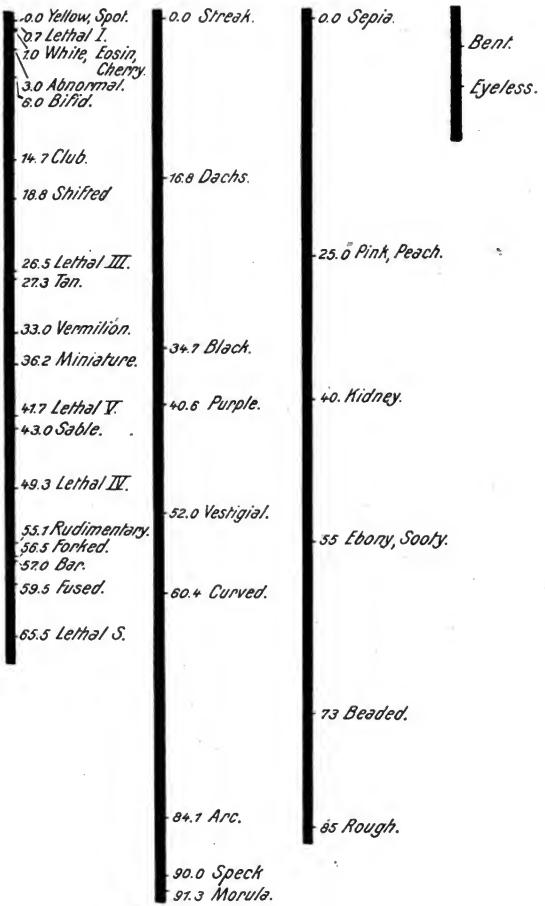


Abb. 15. Morgans Chromosomenkarte von Drosophila.

Digitized by Google

aber auch die Kombinationen weiß-rund und rot-länglich in etwa 56%. Nach dem Vorhergehenden zeigt dies, daß ein Faktorenaustausch mit bestimmter Häufigkeit stattfand. Und wenn es nun richtig ist, daß diese Häufigkeit ein Maß abgibt für die Entfernung der Faktoren im Chromosom, so kann man als willkürliche Einheit, diese Entfernung zu messen, die Entfernung annehmen, bei der 1% Austauschgameten gebildet werden. Dann würde man sagen, daß das genannte Experiment zeigt, daß die Faktorenpaare rot-weiß resp. rund-länglich 56 Einheiten auseinanderliegen. Nun wird ein entsprechendes Experiment ausgeführt, bei dem eine Fliege mit weißen Augen und Miniaturflügeln mit einer normalen gekreuzt wird. Das Resultat ist, daß 35% der Austauschkombinationen weiß-normal und rot-Miniatur neben den erwarteten Ausgangsformen in F_2 auftraten. Die gleiche Argumentation wie vorher lehrt, daß der Faktor für Miniaturflügel 35 Einheiten von dem für weiße Augen entfernt liegen muß. In der Faktorenperlschnur des Chromosoms könnte der Miniaturfaktor nun aber auf der einen oder andern Seite von weiß liegen. Wo er liegt, ergibt sich nun, wenn eine Fliege mit Miniaturflügeln und länglichen Augen mit einer normalen gekreuzt wird. Liegt der Miniaturfaktor jenseits von „weiß", von „länglich" aus betrachtet, dann müssen in diesem Versuch 56 + 35% Austauschkombinationen entstehen. Liegt er aber zwischen weiß und länglich, dann sind 56 — 35% solcher zu erwarten. Letzteres ist der Fall und beweist somit die Reihenfolge weiß — Zwischenraum von 35 Einheiten — Miniatur — Zwischenraum von 21 Einheiten — länglich. (Wir bemerken, daß bei der Ausarbeitung dieser Einzelheiten natürlich noch mancherlei Komplikationen hinzukommen, mit denen wir aber diese elementare Darstellung nicht belasten wollen.)

In gleicher Weise wurde durch Feststellung der Austauschzahlen für alle möglichen Kombinationen von Faktoren die relative Lage im Chromosom für alle Faktoren ausgearbeitet und so die in Abb. 15 abgebildete Chromosomenkarte erhalten (die die Lage für nur eine kleine Zahl der von Morgan und seinen Mitarbeitern untersuchten zitierten Faktoren von Drosophila mit ihrer englischen Orginalbezeichnung zeigt), in die bisher alle weiteren Entdeckungen richtig hineinpaßten. So hat sich denn das Studium der teilweisen Koppelung als Mittel erwiesen, die unsichtbare Zusammensetzung der Chromosomen zu analysieren, eine Tatsache, die auch bestehen bleibt, wenn der Vorgang im einzelnen anders aufgefaßt wird, wie es von manchen Forschern geschieht.

Digitized by Google

3. Multiple Allelomorphe.

Wir haben früher von Polymerie oder multiplen Faktoren gesprochen, d. h. zahlreich selbständig spaltenden (also in verschiedenen Chromosomen lokalisierten) Faktoren, die einer Außeneigenschaft zugrunde lagen. Multiple Allelomorphe (mit dem Ton auf dem letzten Wort) ist etwas ganz anderes. Das Eigenschaftspaar Aa ist ein Paar Allelomorphe, ebenso Bb, Cc. Hier ist A allelomorph zu a, B zu b, C zu c, d. h. wenn gekreuzt, spalten sie voneinander als ein Faktorenpaar (monohybrid); kommen dagegen A und B in einer Kreuzung zusammen oder A, B, C, so erhalten wir die Spaltung und Rekombination mit zwei Faktoren resp. drei Faktoren (die di- und trihybride Kreuzung). Nun kommt es aber vor, daß eine ganze Reihe von Faktoren stets einander allelomorph sind und als Faktorenpaar spalten; also Aa oder Ba oder AB oder ab verhalten sich immer wie ein Faktorenpaar; man nennt solche Faktoren multiple Allelomorphe. Alle bisher bekannt gewordenen Beispiele haben nun ein Gemeinsames: die ganze Serie der multipeln Allelomorphe beeinflußt eine und dieselbe Eigenschaft. Folgendes Beispiel illustriere den Fall:

Bei der Raupe des Seidenspinners gibt es eine ganze Reihe von Rassen, die sich durch ihre Zeichnung unterscheiden. Werden diese Rassen in irgend einer beliebigen Weise gekreuzt, so ergibt F_2 stets eine gewöhnliche monohybride Spaltung und es ist nicht möglich, eine Rekombination der Faktoren zu erhalten. Genau das gleiche gilt für Rassencharaktere der Schwammspinnerraupen, für Zeichnung gewisser Heuschrecken, ferner für bestimmte Farbmerkmale von Nagetieren, Fliegen usw. Jede solche Faktorengruppe beeinflußt dann nur entweder die Pigmentierung des Auges oder der Haut oder einen ähnlichen einfachen Charakter.

Ein wenig Überlegung zeigt, daß die Chromosomenlehre die Erscheinung einfach erklärt: wenn all die multipeln Allelomorphe an der gleichen Stelle eines Chromosoms liegen, dann müssen sie auch immer paarweise einander allelomorph sein und es ist nicht möglich, daß mehr wie ein Paar von ihnen im gleichen Individuum zusammenkommt. Diese Annahme aber, zusammen mit der Tatsache, daß die multipeln Allelomorphe den gleichen Außencharakter beeinflussen, deuten darauf hin, daß es sich um verschiedenartige Zustände des gleichen Faktors handeln mag. Auch hier hat wieder Drosophila ein mächtiges Beweisstück geliefert. Denn ist die gegebene Erklärung richtig, so müssen alle multipeln Allelomorphe die gleichen Austauschwerte (= gleiche Entfernung im Chromosom) anderen Faktoren gegenüber besitzen, was tatsächlich zutrifft.

Digitized by Google

V. Spezialfälle.

In diesem Abschnitt seien ein paar Tatsachen mitgeteilt, die, ohne neue Prinzipien zu involvieren, doch eine besondere Erklärung erfordern. Zunächst ein paar Worte über sogenannte

1. Lethalfaktoren.

Bei der Untersuchung verschiedenartiger Vererbungsphänomene zeigte es sich, daß bisweilen ganze Klassen von Faktorenkombinationen, die erwartet waren, fehlten. Die genauere Verfolgung des Gegenstandes zeigte dann, daß es Faktoren gibt, deren Anwesenheit in homozygotem Zustand die Existenz der betreffenden Individuen unmöglich macht. In den meisten Fällen können wir nicht direkt angeben, worauf diese Wirkung beruht; der Möglichkeiten sind natürlich viele. Die Wirkung solcher Lethalfaktoren kommt aber klar zum Vorschein, wenn sie mit einer anderen sichtbaren Eigenschaft gekoppelt sind, deren Vererbung studiert wird. Ein bekanntes Beispiel sind etwa die gelben Mäuse, die es nur im heterozygoten Zustand gibt. Aus ihrer Paarung entstehen immer nicht gelbe : gelben im Verhältnis 1 : 2 und unter den gelben ist wieder kein homozygotes Individuum. Daraus geht hervor, daß in der eigentlich erwarteten Spaltung 1 nicht-gelbe, : 2 heterozygot-gelben : 1 homozygot-gelben die letztere Gruppe stets fehlt. Mit dem Gelbfaktor ist somit entweder ein Faktor gekoppelt, der in homozygotem Zustand die Existenz des Individuums unmöglich macht, oder aber, der sogenannte Gelbfaktor ruft außer der Haarfärbung noch eine Reaktion hervor, die tödlich ist, wenn der Faktor homozygot erscheint. Welche von den Annahmen richtig ist, läßt sich nur auf einem Weg entscheiden: Falls die erstere Annahme (Koppelung) zutrifft, so könnten im Lauf der Zeit einmal Individuen erscheinen, bei denen durch Faktorenaustausch diese Koppelung durchbrochen wird. Aus ihnen könnten dann homozygote gelbe erhalten werden. Bei der Fliege Drosophila, wo mehrere solche Lethalfaktoren bekannt sind, hat solcher Faktorenaustausch tatsächlich stattgefunden, wie daraus hervorgeht, daß in Abb. 15 den Lethalfaktoren ein bestimmter Platz im Chromosom auf Grund der Austauschwerte zugewiesen werden konnte. Es sei schließlich noch zugefügt, daß man tatsächlich festgestellt hat, daß das fehlende Viertel homozygoter gelber Mäuse auf frühen Entwicklungsstadien im Mutterleib zugrunde gehen.

Das Vorhandensein, entweder von Lethalfaktoren oder von Faktorenkombinationen, die nicht zusammenpassen und eine Entwicklung verhindern, muß immer dann geargwohnt werden, wenn die Resultate von Mendel-

Digitized by Google

spaltungen in unbegreiflicher Weise von den Erwartungen abweichen. Mancher absonderliche Fall hat schon so seine Erklärung gefunden, dabei ein beträchtlicher Teil der in kein Schema sonst passenden Vererbungserscheinungen bei der Nachtkerze Oenothera.

2. Geschlechtskontrollierte Vererbung.

Daß Vererbungsfälle eigenartige Verhältnisse annehmen können, wenn sie in die Sphäre des Geschlechts fallen, ist uns bereits von der geschlechtsbegrenzten Vererbung her bekannt. Hier sei von einer anderen Beziehung zwischen Mendelspaltung und Geschlecht die Rede. Es ist bekannt, daß es eine ganze Reihe von erblichen Charakteren gibt, die nur in einem Geschlecht vorkommen, sogenannte sekundäre Geschlechtscharaktere, sagen wir etwa die Sichelfedern im Hahnenschwanz oder den Schwanzschmuck von Fasanenhähnen. Wenn wir nun zwei Fasanenformen mit erblichen Differenzen in den Schwanzfedern kreuzen, so kann eine Mendelspaltung des Charakters natürlich nur bei der männlichen Nachkommenschaft gefunden werden, da die Weibchen die betreffenden Federn gar nicht besitzen. Wo entsprechende Fälle studiert werden konnten, trat ein solches Resultat hervor. Bedeutet das nun irgend eine Besonderheit der Mendelschen Vererbung der betreffenden Charaktere? Nur scheinbar. Eine Verfolgung des Verhaltens der Weibchen in einem derartigen Falle (oder der Männchen, wenn es sich um weibliche sekundäre Charaktere handelt), zeigt, daß sie ebensogut die Erbfaktoren für den betreffenden Rassencharakter des Männchens enthalten und vererben wie dieses selbst. Nehmen wir ein Beispiel. Das Schwammspinnerweibchen besitzt am Hinterleibsende ein Haarbüschel, die Afterwolle, die auf die Eier abgelegt wird. Dies ist ein sekundärer Geschlechtscharakter des Weibchens. Es gibt nun Rassen mit schwarzbrauner und solche mit gelber Afterwolle. Bei einer Kreuzung sind die F_1-Weibchen intermediär und die F_2-Weibchen zeigen eine einfache Mendelspaltung in die drei Typen von Afterwolle. Für dieses Resultat ist es aber gänzlich gleichgültig, welcher von beiden Rassen ursprünglich das Männchen oder Weibchen angehörte. Die Art der Spaltung aber beweist, daß 1. das Männchen der, sagen wir, gelben Rasse, den Faktor für gelbe Wolle besitzt, obwohl es selbst ihn mangels Afterwolle nicht zum Ausdruck bringen kann und 2. daß die F_1-Männchen genau wie die F_1-Weibchen in dem Faktor heterozygot sind. Daraus folgt aber, daß es sich um eine ganz gewöhnliche Mendelsche Vererbung handelt, daß aber die betreffenden Faktoren in einem Geschlecht, in unserem Beispiel dem männlichen, das äußere Aussehen, den Phänotypus, nicht beeinflussen

Digitized by Google

können: diese Wirkung wird nämlich durch das vorhandene Geschlecht kontrolliert, ermöglicht oder verhindert.

Ein besonders interessanter Fall solcher Geschlechtskontrolle, der manches Kopfzerbrechen verursacht hat, ist der merkwürdige sexuelle Polymorphismus, der hauptsächlich bei manchen Schmetterlingen gefunden wird. Es gibt eine Reihe von Schwalbenschwänzen, bei denen zu einer einzigen Form von Weibchen zwei, drei und mehr verschiedene Arten von Männchen gehören, die oft von dem Weibchen und voneinander so verschieden sind, daß sie für eben so viele Arten gehalten wurden, bis ihre Zusammengehörigkeit bekannt und gefunden wurde, daß sie aus dem gleichen Eigelege schlüpfen können. Die experimentelle Zucht hat nun gezeigt, daß die verschiedenen Männchensorten durch einfache Kombinationen von Mendelfaktoren bedingt sind, z. B. es können 2 Faktoren A und B vorliegen. Sind A und B beisammen, so erscheint ein Typus, ist nur A oder B vorhanden, der andere, und fehlen beide, der dritte. Die Vererbung der drei Männchentypen ist daher ein einfacher Mendelfall mit 2 Faktoren. Für die Weibchen aber gilt das gleiche, was wir von den sekundären Geschlechtscharakteren hörten: sie besitzen die Faktoren ebenso wie die Männchen, sie bilden die gleichen Gametensorten, aber das Vorhandensein des weiblichen Geschlechts verhindert, daß die Faktoren irgend eine sichtbare Wirkung haben, das Geschlecht kontrolliert den Phänotypus. Mit anderen Worten könnten wir daher den Fall auch so ausdrücken: Wir haben eine Form vor uns, die durch Mutation von ein, zwei usw. Faktoren Erbrassen gebildet hat, die sich ständig frei mit der Stammart kreuzen und die möglichen Kombinationen und Rekombinationen bilden. Die betreffenden Faktoren sind aber geschlechtskontrolliert und daher wird der ganze Vorgang nur bei einem Geschlecht äußerlich sichtbar. Wäre das nicht der Fall, dann hätten wir einfach eine immer durcheinander kreuzende „polymorphe" Rasse vor uns, wofür es ebenfalls zahlreiche Beispiele in der Natur gibt.

VI. Allgemeines.

In einer jungen und fortschreitenden Wissenschaft, wie es der Mendelismus ist, fehlt es natürlich nicht an Tages- und Streitfragen und die Diskussion der theoretischen Seiten des Gebietes schreitet ständig fort. Es ist aber nicht unsere Aufgabe, im Rahmen einer elementaren Darstellung theoretische Streitpunkte zu erörtern, zu denen Stellung zu nehmen die Beherrschung des gesamten Einzelmaterials erfordert. Wir wollen nur

Digitized by Google

einige wenige Fragen streifen, die sich dem aufmerksamen Leser jedenfalls aufgedrängt haben und auf die Möglichkeiten ihrer Beantwortung hindeuten.

Wir sprachen nun soviel von den Mendelfaktoren, daß die Frage nicht umgangen werden kann: Was ist ein Mendelfaktor? Alles, was wir bisher wissen, ist, wie sich diese Faktoren bei der Übertragung von Eltern auf Kinder verhalten und wie der Mechanismus beschaffen ist, der sie bewegt. Das besagt uns aber nichts darüber, was sie sind und wie sie ihre Wirkung im Organismus ausüben. Man könnte natürlich die Frage nach dem Wesen der Erbfaktoren einfach mit einem Ignoramus abtun. Man kann auch darauf hinweisen, daß es möglich ist, daß das als der Erbfaktor bezeichnete eine Energieform, eine Ladung oder dgl. ist, und somit der Versuch, sie sich als etwas Materielles vorzustellen, als grob und naiv abgelehnt werden muß. Wir können uns einer solchen Argumentation nicht anschließen und glauben, daß die Gesamtheit der Tatsachen, die über die Beziehung zwischen den sogenannten Erbfaktoren und den von ihnen bedingten Entwicklungsvorgängen bekannt geworden sind, nur die Möglichkeit zulassen, daß die Faktoren tatsächlich materielle Teilchen einer bestimmten Substanz sind. Die Tatsache aber, daß diese unter allen Umständen minimalen Substanzquantitäten ganz außerordentliche Effekte bedingen, verleiht der Theorie viel Wahrscheinlichkeit, die den Erbfaktoren den Charakter von Katalysatoren oder Enzymen zuschreibt.

Allerlei Anhaltepunkte sind dafür beigebracht worden, daß eine solche Anschauung das richtige trifft. Der beweisendste Punkt dürfte der sein, daß man zeigen konnte, daß bestimmte Beziehungen zwischen der Geschwindigkeit einer vom Faktor bedingten Reaktion und Zuständen des Faktors, die nur quantitative sein können, bestehen. Da es aber unter anderem für von Enzymen beschleunigte chemische Reaktionen charakteristisch ist, daß ihre Geschwindigkeit der Quantität des Enzyms proportional ist, so bekommt jener Schluß viel Wahrscheinlichkeit. Er gibt uns aber auch ein Mittel in die Hand, das verwickelte Entstehen eines Organismus in seiner von den Erbfaktoren bedingten typischen Gestaltung dem Verständnis nahe zu rücken als ein kompliziertes Wechselspiel von mit bestimmter Geschwindigkeit verlaufenden Reaktionen, deren genaue Einstellung in bezug auf den Zeitablauf das Richtige zur richtigen Zeit und am richtigen Ort geschehen läßt. Diese Andeutungen mögen genügen, da die Erforschung dieser Dinge erst begonnen hat.

Eine andere naheliegende Frage ist die: gibt es nur Mendelsche Vererbung und keine andere Art von Vererbung? Mit anderen Worten: Ist die Gesamtheit der Prozesse, die zur spezifischen Gestaltung eines Organis-

Digitized by Google

mus führen, auf die Anwesenheit von in den Chromosomen lokalisierten mendelnden Erbfaktoren zurückzuführen? Wenn wir uns ausschließlich an die Tatsachen halten, so können wir das folgende sagen: Je mehr die Mendelsche Forschung fortschreitet, um so mehr Fälle, die nicht mendelistisch zu sein schienen, erweisen sich als zur Mendelschen Vererbung gehörig. Wir erinnern an den Fall der polymeren Faktoren. Die einfache Betrachtung der Resultate konnte in den betreffenden Beispielen zur Überzeugung führen, daß ein Bastard ein Mittelding zwischen den Eltern darstellt und diesen intermediären Zustand auf seine Nachkommen überträgt, die Vererbung somit nicht mendelistisch ist. Die genauere Analyse aber hat dies als unrichtig erwiesen. Ebenso konnten manche andere Fälle, in denen das Mendelsche Verhalten vermißt wurde, auf Besonderheiten der Geschlechtszellen wie Parthenogenese, Unmöglichkeit der Chromosomen, sich zu paaren, Lethalfaktoren u. dgl. zurückgeführt werden. So kann man sagen, daß, abgesehen von einigen noch nicht klaren Einzelfällen bisher keine andere Art von Vererbung als die durch mendelnde Erbfaktoren nachgewiesen wurde.

VII. Mendelismus und Abstammungslehre.

Das größte, die gesamte belebte Natur betreffende Gedankengebäude, die Abstammungslehre, betrachtet die allmähliche Veränderung der Organismen, die auch Evolution genannt werd. Evolution aber bedeutet die progressive Veränderung der Charaktere der Organismen und da die Charaktere von dem bedingt sind, was der Organismus ererbt hat, so bedeutet Evolution auch die fortschreitende Veränderung des Erbschatzes oder der Erbmasse. Eine jede Vorstellung über die Art der Evolution ist daher auf das engste mit der Vererbungslehre verknüpft und es erscheint verständlich, daß die Entwicklung des Mendelismus auch der Abstammungslehre neue Wege gewiesen hat, von denen einiges mitgeteilt sei.

1. Allmähliche und sprunghafte Veränderung.

Die allereinfachste Vorstellung über die Art, wie neue Formen entstehen, beruht auf der Annahme, daß alle Lebewesen stets eine gewisse Variation in ihren Charakteren zeigen und daß die nützlichen dieser Variationen von der Zuchtwahl ausgewählt werden. Was diese Variationen sind, ist nicht völlig klar und erst die Mendelsche Forschung mit ihrer Nachbardisziplin, der Variationslehre, hat die Klarheit geschaffen.

Digitized by Google

Wir haben bereits früher von der Zufallskurve geredet, die gefunden wird, wenn das Auftreten einer Eigenschaft bei zahlreichen Individuen betrachtet wird. Wir erfuhren dabei, daß es die kleinen Wirkungen der Umwelt sind, die die Ausbildung eines Charakters beeinflussen und anstatt des ererbten Typus — des Mittels der Kurve — die Fülle der individuellen Abweichungen entstehen läßt, die wir in der Variationskurve anordnen konnten. Diese Variation hat somit gar nichts mit den Erbfaktoren selbst zu tun, so wenig wie die Anordnung der Treffer auf einer Schießscheibe etwas mit dem Ausdehnungskoeffizienten des Pulvers zu tun hat. Daher ist es undenkbar, daß aus derartigen Variationen irgend etwas Neues entstehen könne: denn etwas Neues erfordert eine Veränderung der Erbmasse, nicht des auf das Einzelindividuum beschränkten aktuellen Charakters.

Diese Erkenntnis ist nun besonders durch die Mendelsche Faktorenanalyse erreicht worden, von der sie direkt als logische Konsequenz abgeleitet werden kann. Und das Resultat ist die scharfe Unterscheidung zwischen nicht erblichen Umweltswirkungen oder fluktuierenden Variationen (Fluktuation, Modifikation) und erblichen Veränderungen durch einen Wechsel in der Beschaffenheit der Erbmasse, der Erbfaktoren, den Mutationen. Nur die letzteren aber, die primär in oer Erbmasse auftreten müssen, sind erblich, somit ein Gegenstand der Evolution.

Wir sahen bereits, daß die Mutation nur in der Addition oder Subtraktion eines Erbfaktors bestehen kann, die aus unbekannten Ursachen plötzlich erfolgt. Der Effekt auf den Organismus mag ein winzig kleiner sein oder auch ein ganz gewaltiger: in jedem Fall muß er von Anfang an voll erblich sein und ist es auch. Die Mutation ist somit ein Sprung, nicht eine langsame Veränderung, wenn auch die Größe des Sprungs beliebig sein mag. Dies ist natürlich eine beträchtliche Verschiedenheit von der Annahme der Evolution durch Anhäufung ganz winziger Veränderungen.

2. Zuchtwahl.

Damit aber ist der Mendelismus gezwungen, auch eine andere Stellung der Auswahl von Varianten, der Selektion oder Zuchtwahl gegenüber, einzunehmen. Erinnern wir uns der früheren Erörterung über multiple Faktoren, besonders der Anwendung auf die Vererbung quantitativer Charaktere. Wir sahen dort, daß eine F_2-Generation mit mendelnden multiplen Faktoren ein Bild gewährt, das nicht von dem Aussehen einer Variationsreihe bei fluktuierender Variabilität zu unterscheiden ist. Wenn nun in der Natur eine Reihe von Rassen besteht — und das ist in der

Digitized by Google

Tat stets der Fall —, die durch Mutation entstanden sind und die verschiedenen Stufen solcher multiplen Faktoren enthalten, wenn sie ferner sich frei miteinander paaren, so entsteht eine sogenannte Population, die alle Typen ungefähr so enthält wie die erwähnte F_2-Generation. Nehmen wir nun an, daß in einer solchen Population eine Selektion der größten Individuen stattfindet. Wie lange kann eine Selektion stattfinden? Natürlich nur, bis die Individuen ausgewählt sind, die in allen Faktoren für Größe A, B, C, D homozygot sind. Deren Nachkommen aber müssen konstant bleiben. Das heißt also, daß eine Selektion in einer derartigen gemischten Population nicht zu irgend etwas Neuem führen kann, sondern nur schon vorhandene Faktorenkombinationen in homozygoter Form zu isolieren vermag. Zuchtwahl kann nichts Neues schaffen, sondern nur Vorhandenes erhalten. Faktorenmutation schafft Neues, das durch Selektion ausgemerzt oder erhalten werden mag.

Er hat natürlich nicht an Widerspruch gegen diese, zweifellos konsequente, Auffassung gefehlt. Ein beträchtlicher Teil der neueren mendelistischen Literatur ist dem Versuch gewidmet, auf der einen Seite zu zeigen, daß tatsächlich Selektion einen ererbten Zustand verschieben kann, auf der andern Seite zu beweisen, daß der Erfolg nur ein scheinbarer, durch Auswahl homozygoter Faktorenkombinationen war. Ein derartiger Fall ist der folgende: Es gibt eine Art von gescheckten Ratten, die Haubenratten, die auf weißem Grund einen dunkeln Rückenstreifen besitzen, der Kopf und Hinterleib einhüllt. Kreuzung dieser Ratten mit normalen zeigt, daß es sich um einen einfachen Mendelfaktor für diese Scheckung handelt. Das Maß der dunkleren Farbe zeigt nun eine gewisse Variation und so wurden Selektionsversuche mit den dunkelsten wie hellsten Individuen ausgeführt. Dabei gelang es, durch fortgesetzte Auswahl, die Rasse nach der Plus- wie Minusseite bis zu fast völlig gefärbten resp. fast völlig weißen zu verschieben. Die Farbe blieb aber stets ein einfacher mendelnder Charakter gegenüber Wildfarbe. Die selektionistische Erklärung, die nun für das Experiment gegeben wurde, ist, daß der Faktor für Scheckung variiert und daß die Auswahl der sichtbaren Varianten gleichzeitig eine Auswahl der Varianten des Zustandes des Erbfaktors bedeutete. Die mendelistische Erklärung aber ist, daß außer dem Faktor für Scheckung noch eine Serie von Faktoren vorhanden ist, die das Maß der Scheckung beeinflussen, und daß die Auswahl in einer Isolation homozygoter Kombinationen von möglichst vielen solcher Faktoren bestand. Wir wollen aber nicht auf die einzelnen Versuche eingehen, die für die Richtigkeit jeder der beiden Auffassungen vorgebracht wurden, sondern nur auf etwas Weiteres hinweisen: Die Annahme, daß der Variation eines Außen-

Digitized by Google

charakters eine Variation des Erbfaktors entspräche, hat zweifellos zunächst etwas Mystisches an sich, wodurch schon die mendelistische Interpretation begünstigt wird. Das trifft besonders zu, wenn, wie es geschehen ist, die weitere Vorstellung hinzukommt, daß die Selektion des Außencharakters den Erbfaktor in seiner Variationsrichtung beeinflußt. Aber möglicherweise liegt hier eine ganz andere Erscheinung vor. Wir sprachen bisher nur von der Möglichkeit der genetischen Veränderung durch Ausfall oder Hinzukommen eines Erbfaktors. Wenn der Erbfaktor aber eine Substanz, etwa ein Enzym ist, dann mag sich auch seine typische Quantität verändern. Aus gewissen Tatsachen, die zu erwähnen zu weit führen würde, geht aber hervor, daß es sehr wahrscheinlich ist, daß die Quantität eines Erbfaktors in direktem Zusammenhang mit dem quantitativen Erscheinen gewisser Charaktere stehen mag. In einem solchen Fall aber kann natürlich die Selektion von quantitativen Varianten des Außencharakters eine Selektion von quantitativen Varianten eines Faktors bedeuten. Das aber heißt, daß tatsächlich eine Selektion außerhalb des mendelistischen Bannkreises möglich ist. Alle diese, hier nur angedeuteten Probleme befinden sich noch in ständigem Fluß.

3. Anpassung.

Mit dem Problem der Zuchtwahl hängt auf das engste das der Anpassung zusammen; wird es doch als die Haupttat des Darwinismus betrachtet, daß er die Entstehung der Anpassungen durch natürliche Zuchtwahl erklärt hat. Eine andere Stellungnahme zur Zuchtwahl bedeutet daher auch eine andere Stellung zu den Problemen der Anpassung. Spielte in der Darwinistischen Ära schon der Zufall eine außerordentliche Rolle, so muß er im Rahmen der mendelistischen Anschauungen als das einzige Gesetz bezeichnet werden, das der Entstehung der Anpassungen zugrunde liegt. Mutationen treten wahllos auf; sie treffen irgend ein Organ in irgend einer Weise. Sie liefern somit alle denkbaren Möglichkeiten, von der die Natur Gebrauch machen kann. Macht sie aber davon Gebrauch, dann mag das wahllose Produkt einer zufälligen Veränderung als vortreffliche Anpassung erscheinen. So mag z. B. unter den zahllosen Mutationen einer Spinne eine vorkommen, die das Entstehen der Augen verhindert. Die Spinne mag normalerweise ihr Standquartier in der Nähe einer Höhle haben, in der sie aber als sehendes Tier keine geeigneten Lebensbedingungen findet. Die augenlose Mutation aber kann ebensowohl auch in die Höhle einwandern, vorausgesetzt, daß der Rest ihrer Organisation es erlaubt. Sie würde dann zur Stammutter der an das Höhlenleben „angepaßten" augenlosen Rasse.

Digitized by Google

Niemand wird leugnen können, daß in solchen Gedankengängen viel Wahrheit liegt. Die extremen Anhänger der mendelistischen Richtung glauben in der Tat, daß alle Anpassung nach dem gleichen Prinzip zu erklären ist. Es fehlt aber auch nicht an Widerspruch. Die Entscheidung muß daher dem Experiment vorbehalten bleiben.

In einem der interessantesten Fälle von Anpassung scheint allerdings die mendelistische Interpretation triumphreich zu sein, nämlich beim Fall der

4. Schützenden Nachahmung (Mimetismus).

Vielleicht die merkwürdigste Erscheinungsgruppe in dem bekannten Gebiet der Mimikry ist die schützende Nachahmung. Das klassische Beispiel sind jene amerikanischen oder afrikanischen Schmetterlinge, die ungenießbare Formen aus ganz anderen Schmetterlingsgruppen täuschend nachahmen. Die Annahme, die wenigstens in gewissen Fällen als erwiesen gelten kann, ist, daß der Nachahmer durch die Ähnlichkeit mit seinem giftigen Modell, dessen Lebensweise er auch teilt, vor Verfolgung geschützt ist. Die betreffenden Tatsachen waren stets ein wichtiger Gegenstand der Diskussion wie auch Prüfstein für alle Theorien der Anpassung. Die mendelistische Analyse hat nun gezeigt, daß viele der Färbungen und Zeichnungen, die zusammen das Flügelkleid der Schmetterlinge ausmachen, auf mendelnden Faktoren beruhen. Einiges davon ist uns ja bei der geschlechtskontrollierten Vererbung bekannt geworden. Wenn man nun die Zeichnung einer der imitierenden Formen besichtigt, so scheint sie zunächst völlig aus dem Rahmen der Gruppe, zu der die Form gehört, herauszufallen und völlig der imitierten Form zu gleichen. Bei genauer Betrachtung zeigt sich dann aber meist, daß der Eindruck der Imitation nicht durch genau die gleichen Zeichnungselemente hervorgerufen ist wie bei dem Modell, sondern nur solche, die einen ähnlichen Eindruck erwecken. Schaut man sich aber unter den Verwandten der imitierenden Form um, so findet man bei dieser dieses, bei jener jenes Einzelelement der Zeichnung, die in ihrer Kombination die Nachahmung ergeben. Das aber deutet darauf hin, daß das Endprodukt zustande kommt durch eine Faktorenkombination von in der betreffenden Gruppe vorhandenen Erbfaktoren. Eine andere Frage ist es nun, wie weit die Zuchtwahl eine Rolle gespielt hat, die betreffende Kombination zustande zu bringen oder wie weit sie ein reines Zufallsprodukt ist. Diese Frage läßt sich im Augenblick noch nicht entscheiden.

Digitized by Google

5. Evolution und Bastardierung.

Die Entwicklung der Mendelschen Forschung hat in solchem Maße das Interesse auf die Bastardierung gelenkt, daß es nicht erstaunlich ist, daß man diese Erscheinung auch in nähere Beziehung zum Evolutionsvorgang brachte. In einigen Fällen kann dämit zweifellos ein Fortschritt erzielt werden. Wenn z. B. in zwei geographisch getrennten Gebieten zwei typische Formen vorkommen und an der Grenze zwischen ihnen eine Übergangsform, so liegt der Verdacht nahe, daß die letztere eine Bastardkombination darstellt. Die Annahme muß natürlich experimentell erwiesen werden. Aber man hat die Bastardierung in viel extremerer Weise in Verbindung mit Artbildung gebracht. Es ist eine Tatsache, daß Verlustmutationen durch Faktorenausfall viel häufiger sind als progressive Mutationen durch Faktorenaddition. Es ist eine fernere Tatsache, daß nach Bastardierung weiter entfernter Arten, falls sie überhaupt fruchtbare Nachkommenschaft liefern, eine verwickelte Spaltung eintritt, die unendliche Neukombinationen liefert, da es sich um zahlreiche mendelnde Faktoren handelt.

Man hat daraus den extremen Schluß gezogen, daß jede Neubildung von Arten durch Faktorenkombination im Gefolge einer Bastardierung erfolgt. Bis jetzt liegt aber noch kein Material vor, das ernstlich für eine solche Auffassung spräche.

VIII. Mendelismus und Tier- und Pflanzenzucht.

Für jeden mit den Elementen der Tier- und Pflanzenzucht Vertrauten liegt es auf der Hand, daß der Mendelismus diese Wissenschaften revolutionieren mußte. Denn die meisten Haustiere wie Nutz- und Zierpflanzen sind Rassen wilder Arten, die sich von diesen wie untereinander durch Charaktere unterscheiden, wie wir sie als mendelnde Charaktere kennen gelernt haben. Dem aufmerksamen Leser wird es z. B. nicht schwer fallen, ohne weiteres zu erkennen, daß neu in Mode kommende Hunderassen die kombinierten Charaktere anderer Rassen besitzen, die durch geeignete Bastardierung und systemetische Auswahl der Homozygoten kombiniert wurden, bis sie nicht mehr spalteten.

Bei der Arbeit des Züchters müssen von vornherein drei verschiedene Vorgänge unterschieden werden. Ein gutes Fleischtier oder ein hoher Milchertrag kann nicht erhalten werden, wenn das Tier Hunger leidet, krank ist, falsch gehalten wird und ungeeignete Nahrung erhält. Dasselbe gilt

Digitized by Google

mutatis mutandis für Nutzpflanzen. So ist es selbstverständlich, daß für ein hochzüchterisches Resultat das Maximum an physiologisch richtiger Pflege Voraussetzung ist. Dieser Teil der Zuchtlehre beschäftigt uns hier nicht.

Die beste Pflege aber ist wertlos, wenn die Rasse, die gezogen wird, nicht die ererbten Qualitäten besitzt, auf denen die Möglichkeit der Entwicklung eines bestimmten Charakters beruht. Eine Zwerghuhnrasse kann durch Fütterung nicht zu einer Riesenrasse gemacht werden und umgekehrt. Daher ist es die erste Voraussetzung erfolgreicher Zucht, daß die Erbqualitäten, d. h. die Erbfaktoren, die gewünscht werden, vorhanden sind. Die nächste Voraussetzung aber ist, daß sie auch voll vererbt werden, indem sie durch Reinzucht stets in homozygotem Zustand erhalten werden.

Die dritte und wichtigste Frage aber ist, wie werden Neuheiten erzüchtet? Fortgesetzt werden neue Rassen von Getreide usw. auf den Markt gebracht, die besonders widerstandsfähig gegen dies oder jenes sind, die besonders früh oder spät reifen, die besonders hohen Ertrag an dem oder jenem bringen. Täglich fast erscheinen neue Sorten von Zierblumen oder Früchten. Ständig kommen neue Rassen von Nutz- und Sporttieren in den Vordergrund. Welches ist der geheimnisvolle Vorgang, der es dem Züchter ermöglicht, sie zu schaffen? Früher wurde der Vorgang mit dem Wort Zuchtwahl abgetan. Der scharfe Blick des Züchters erkannte unter seinen Pfleglingen einige, die in bestimmter Beziehung besser waren, er wählte sie aus, tat das gleiche bei ihren Nachkommen und so fort, bis er die gewünschte Verbesserung hatte. Das ist zweifellos in vielen Fällen richtig, gibt aber, wenn nicht genau betrachtet, ein durchaus verkehrtes Bild von dem Vorgang. In einem derartigen Fall arbeitet der Züchter mit dem, was wir früher eine Population nannten, d. h. einem Gemenge von Individuen, in dem ständig eine unendliche Rekombination von mendelnden Faktoren vor sich geht. Dabei wird es sich in vielen Fällen in der Tat um Faktoren handeln, die Eigenschaften bedingen, deren Unterscheidung ein geübtes Auge erfordert. Der Züchter wählt dann die geeigneten Faktorenkombinationen aus und macht sie durch Inzucht homozygot, was bei Selbstbefruchtern schnell, bei Wechselbefruchtern langsam geht. In diesem Fall bedeutet also das Wort Zuchtwahl die richtige Auslese vorhandener Faktorenkombinationen aus einer Population.

In anderen Fällen kann die Auswahl von seiten des Züchters biologisch etwas anderes bedeuten. In großen Populationen werden hie und da Mutationen auftreten, die in manchen Fällen nur kleine Veränderungen involvieren mögen, in anderen Fällen große und auffallende Neuheiten. Der Züchter, der sie bemerkt und auswählt, kann so mit einemmal etwas ganz Neues bekommen. Er sagt dann auch, daß er es „gezüchtet" hat,

Digitized by Google

eine Ausdrucksweise, die natürlich nicht ganz korrekt ist, da er bloß das zufällig Entstandene entdeckt hat. Die Rolle solcher Mutationen oder Sports für die Zucht ist wohl überschätzt worden; als Beispiele könnte man Dackelbeine, Albinos, Mopsköpfe usw. anführen.

Endlich die dritte und häufigste Quelle der Zuchterfolge durch sogenannte Zuchtwahl ist die Bastardierung mit nachfolgender Auswahl der gewünschten Faktorenrekombinationen, die solange fortgesetzt wird, bis die Faktoren homozygot sind. So wurden etwa unsere fettwüchsigen Schweinerassen erhalten durch Bastardkombination aus den Eigenschaften europäischer und ostasiatischer Schweinerassen. So werden die grotesken Ungeheuer, die der Hundeliebhaber schätzt, erhalten, indem in wiederholten Bastardierungen die Mendelfaktoren für krumme Dackelbeine, Jagdhundohren, Terrierhaar, Bulldoggenschnauze usw. kombiniert werden. So werden ständig neue Zierblumen durch Bastardierungskombination aus vorhandenen Rassen oder neu herangezogenen Wildformen gezüchtet.

Es ist ohne weiteres klar, daß die Erkenntnis der Gesetze der Bastardierung sich als Lichtträger für diese rein empirisch ausgeführten Selektionen erweisen und dem Praktiker, der sie beherrscht, manchen Umweg ersparen werden. In vielen Fällen werden sie ihm auch da helfen, wo er rein empirisch nie oder nur durch einen Zufall zum Ziel käme. Nehmen wir etwa folgendes fingierte Beispiel. Bei einer Blumenrasse sei blaue Farbe mit Behaarung korreliert; alle blaublühenden Individuen sind auch haarig. Der Züchter hätte gern blaue, unbehaarte, aber nach einigen Versuchen zeigt sich, daß es nicht geht. Wenn nun in Wirklichkeit die Koppelung dieser Charaktere eine solche wäre, daß in einem von 100 000 Fällen ein Faktorenaustausch stattfände, so würde es sich für ihn lohnen, einmal die Pflanze in riesenhaftem Maßstab anzubauen, so daß er eine Chance hätte, die gewünschte Kombination zu finden. Die Kenntnis der Vererbungsgesetze und im Spezialfall ihr Studium an der zu verbessernden Form wird in ähnlicher Weise meistens sich als sicherer Führer für den Praktiker erweisen.

IX. Mendelismus und Eugenik.

Wir haben bei unseren speziellen Ausführungen gelegentlich auch Beispiele angeführt, die sich auf den Menschen bezogen. Es bedarf wohl keiner besonderen Worte, auszuführen, daß alle Mendelschen Gesetzmäßigkeiten auch für die Erbeigenschaften des Menschen gelten. Andererseits ist es aber auch klar, daß die Erforschung der Gesetzmäßigkeiten beim Menschen auf viel größere Schwierigkeiten stößt, da die Resultate nicht aus plan-

Digitized by Google

mäßig durchgeführten Experimenten erhalten werden, sondern aus den Zufallskombinationen der Heiratsauswahl. Eine kleine Überlegung zeigt, daß in der Mehrzahl der Fälle die Schlüsse aus Rückkreuzungen gezogen werden müssen. Ein Mann mit einer bestimmten Erbeigenschaft heiratet eine Frau, die sie nicht besitzt, und die darin heterozygoten Kinder heiraten nur selten einen ebenfalls heterozygoten Typus. Eine genaue Analyse vollständiger Stammbäume erlaubt dann trotzdem, den Vererbungsgang des Charakters festzustellen. So konnte die Mendelsche Vererbung für manche somatische Charaktere wie Augenfarbe, Haarfarbe und Form usw. erwiesen werden.

Eine über das theoretische Interesse weit hinausgehende Bedeutung bekommen aber solche Studien, wenn es sich um Erbcharaktere handelt, die für das Wohlbefinden und die rassenmäßige Verbesserung der menschlichen Gesellschaft, die Eugenik, von Bedeutung sind. Die betreffenden Erbcharaktere sind natürlich, abgesehen von den positiven Eigenschaften (Genie, musikalische Veranlagung) physische und psychische Abnormitäten. Dahin gehören Idiotie, Schwachsinn, Epilepsie, Taubstummheit und vieles ähnliche. Von Farbenblindheit und Bluterkrankheit wissen wir bereits, daß sie geschlechtsbegrenzt vererbt werden. Für viele andere gesellschaftsschädliche Charaktere wissen wir, daß sie mendelnde Rezessive darstellen. Das trifft z. B. für Schwachsinn zu. Dies hat nun eine außerordentliche praktische Bedeutung. Wir wissen, daß ein rezessiver Zug weiter vererbt wird, ohne sichtbar in Erscheinung zu treten. Er kann sich also unbemerkt von Geschlecht zu Geschlecht schleppen, ohne daß seine Anwesenheit entdeckt wird. Sobald aber zwei Individuen heiraten, die beide in bezug auf den gleichen Charakter heterozygot sind, so tritt ein, was bei der Zucht einer mendelschen F_2-Generation erfolgen muß: die reinen Rezessiven spalten heraus nach dem Schema: Aa $\times$ Aa

AA : 2 Aa : aa

Wenn also der rezessive Charakter Schwachsinn war, so spalten schwachsinnige Kinder aus einer solchen Ehe im Durchschnitt in einem Viertel der Fälle heraus. Dies aber gibt eine ganz unerwartete Erklärung für das häufige Vorkommen abnormer Kinder aus Verwandtenehen. Der Grund ist nicht etwa eine mystische Inzuchtsschädigung, sondern der, daß eine große Wahrscheinlichkeit besteht, daß nahe Verwandte im gleichen Charakter heterozygot sind.

Eine solche rezessive Abnormität zeigt uns aber noch eine andere wichtige Konsequenz: Individuen, die sie zeigen (Formel aa), sind immer darin homozygot, aus der Ehe zweier solcher Individuen können daher nur abnorme Individuen hervorgehen. Diese wie die vorhergehenden Tatsachen führen somit zu der praktisch außerordentlich wichtigen Konsequenz: Um

Digitized by Google

solche Abnormitäten, wie etwa Schwachsinn, zu unterdrücken, muß verhindert werden, daß die damit behafteten Individuen sich fortpflanzen. Die praktische Durchführung solcher eugenischen Maßnahmen ist allerdings nicht so einfach. Denn die Voraussetzung irgend eines gesetzgeberischen Einschreitens ist die absolute Kenntnis des Falls.

Bei gewissen Charakteren wie Idiotie dürfte das ohne Schwierigkeiten möglich sein; bei anderen aber ist die Entscheidung nicht so einfach, da ungünstige soziale Verhältnisse leicht Erscheinungen bedingen können, die von erblicher Abnormität nicht zu unterscheiden sind. Dies ist überhaupt der schwierige Punkt bei der Entscheidung aller erblich-eugenischen Fragen: wo liegt die erbarmungslos arbeitende Vererbung vor, und wo das heilbare soziale Übel? Sorgfältige Erwägung dieses Punktes muß jeder praktischen Folgerung vorausgehen und der naheliegende Fehler vermieden werden, Statistiken und Stammbäume unkritisch hinzunehmen. Mancherlei Positives ließe sich aber bereits im jetzigen Stadium unserer Kenntnisse tun.

Zum Schlusse noch ein Wort über die Rassenfrage. Die Mendelschen Gesetze haben sich uns als Lichtträger für alle Vererbungsfragen bei Tier- und Pflanzenrassen erwiesen. So müssen sie uns auch den Weg weisen bei allen Problemen, die sich auf die Kreuzung von menschlichen Rassen beziehen. Bekanntlich ist das ein Lieblingsthema vieler politischer und schöngeistiger Schriftsteller, die mit jeder nur erdenkbaren Folgerung bei der Hand sind. Je weniger aber ihre Gebäude auf biologischen Kenntnissen fundiert sind, um so größeren Beifall finden sie. Ohne Zweifel ist es leichter, Romane über hohe und minderwertige Rassen zu schreiben, und seine Unwissenheit hinter höhnischen Bemerkungen über Forschung und Forscher zu verbergen, als sich der unendlichen Mühe zu unterziehen, eine Mendelsche Analyse des Gegenstands durchzuführen. Und so ist es begreiflich, daß in der umfangreichen, sogenannten wissenschaftlichen Literatur über Rassenmischungsprobleme nahezu nichts zu finden ist, was als exakte Basis für begründete (im Gegensatz zu sentimentalen) Schlußfolgerungen verwandt werden kann. Die einzige umfangreiche Untersuchung, die an den als Bastardvolk bekannten Mischungen zwischen Buren und Hottentotten ausgeführt ist, hat ergeben, daß alle analysierbaren Charaktere mendeln. Ist das der Fall, dann ist das Resultat einer Rassenmischung nicht „hoch" oder „minderwertig", sondern ergibt die im einzelnen zu analysierenden kaleidoskopischen Konsequenzen aus all den in diesem Büchlein dargestellten Gesetzmäßigkeiten.

Digitized by Google

Bücher zur weiteren Orientierung.

Babcock, E. R., und Clausen, R. E., Genetics in Relation to agriculture. New York 1918.

Bateson, W., Mendels Principles of heredity. 3. Aufl. Cambridge 1913. Deutsch 1914 bei Teubner.

Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. Aufl. Berlin 1920.

Castle, W. E., Heredity and Eugenics. Boston 1916.

Correns, C., Die neuen Vererbungsgesetze. 2. Aufl., Berlin 1912.

Correns, C., und Goldschmidt, R., Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin 1913.

Darbishire, A. D., Breeding and the Mendelian Discovery. London 1911.

Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. Aufl. Leipzig 1920.

— — Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920.

Häcker, O., Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig 1912.

Johannsen, C., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913.

Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden. Neudruck in Ostwalds Klassiker der Naturwissenschaften.

Morgan, Th. M., A critique of the theory of evolution. Princeton 1916.

— — (und Mitarbeiter). The mechanism of Mendelian heredity. New York 1915.

Plate, L. Vererbungslehre. Leipzig 1913.

Digitized by Google

Druck von Hermann Beyer & Söhne (Beyer & Mann) in Langensalza.

Digitized by Google

Verlag von Paul Parey in Berlin SW. 11, Hedemannstraße 10 u. 11.

Ernährungsphysiologisches Praktikum der höheren Pflanzen

für Studierende der Botanik, Land- und Forstwirtschaftslehre usw.

Von

Dr. Viktor Grafe,

Professor an der Universität in Wien.

Mit 186 Textabbildungen. Gebunden, Preis 19 M.

Die Saatenanerkennung.

Zweck und Ausführung.

Von **Dr. C. Fruwirth,**

o. ö. Professor in Wien.

Mit 66 Abbildungen und 2 Tafeln im Text. Preis 5 M. 50 Pf.

Die Verbesserung der Getreidearten

veranschaulicht an einer Monographie des Weizens.

Neue wissenschaftliche und praktische Erfahrungen für Pflanzenzüchter und Landwirte.

Von **von Caron-Eldingen.**

Mit Abbildungen. Preis 3 M.

Züchtung und Anbau deutscher klebereicher Winterweizen

und ihre Backfähigkeit.

Von **von Caron-Eldingen.**

Preis 60 Pf.

Die Vererbung von Stickstoffgehalt und Korngröße der Gerste.

Von **Dr. L. Kießling,**

Professor in Weihenstephan.

Preis 3 M.

Das Mendeln.

Erbsenregel – Maisregel – Milchvererbung – Mosaikvererbung.

Vier vielfarbige Wandtafeln im Format von je 55×75 cm

Th. Wölfer,

[illegible] in Bergun 1 M.

[illegible] zusammen 6 50 M

[illegible] Buchhandlung.

Digitized by Google

Druck von Hermann Beyer & Söhne (Beyer & Mann) in Langensalza.

Digitized by Google

Verlag von Paul Parey in Berlin SW. 11, Hedemannstraße 10 u. 11.

Ernährungsphysiologisches Praktikum der höheren Pflanzen

für Studierende der Botanik, Land- und Forstwirtschaftslehre usw.

Von

Dr. Viktor Grafe,

Professor an der Universität in Wien.

Mit 186 Textabbildungen. Gebunden, Preis 19 M.

Die Saatenanerkennung.

Zweck und Ausführung.

Von **Dr. C. Fruwirth,**

o. ö. Professor in Wien.

Mit 66 Abbildungen und 2 Tafeln im Text. Preis 5 M. 50 Pf.

Die Verbesserung der Getreidearten

veranschaulicht an einer Monographie des Weizens.

Neue wissenschaftliche und praktische Erfahrungen für Pflanzenzüchter und Landwirte.

Von **von Caron-Eldingen.**

Mit Abbildungen. Preis 3 M.

Züchtung und Anbau deutscher klebereicher Winterweizen

und ihre Backfähigkeit.

Von **von Caron-Eldingen.**

Preis 60 Pf.

Die Vererbung von Stickstoffgehalt und Korngröße der Gerste.

Von **Dr. L. Kießling,**

Professor in Weihenstephan.

Preis 3 M.

Das Mendeln.

Erbsenregel – Maisregel – Mischvererbung – Mosaikvererbung.

Vier vielfarbige Wandtafeln im Format von je 55×75 cm

von **Th. Wölfer,**

Direktor der Großherzogl. Ackerbauschule in Dargun i. M.

Preis der vier Tafeln zusammen 6,50 M.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung.

Digitized by Google

Verlag von Paul Parey in Berlin SW. 11, Hedemannstraße 10 u. 11.

Handbuch des Getreidebaus

auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage.

Von

Dr. Franz Schindler,

Professor an der deutschen technischen Hochschule in Brünn.

Zweite, neubearbeitete und sehr vermehrte Auflage.

Mit 130 Textabbildungen.

Gebunden, Preis 36 M.

Neue Wege der deutschen Landwirtschaft.

Eine Studie zur landwirtschaftlichen Frage der Gegenwart.

Von

Dr. F. Berkner,

o. Professor an der Universität Breslau.

Preis 8 M

Methoden der Pflanzenzüchtung in experimenteller Prüfung.

Von

Geh. Regierungsrat Professor **Dr. K. von Rümker,** Berlin.

Mit Textabbildungen und einer Farbendrucktafel.

Preis 12 M.

Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen.

Von

Dr. E. Molz.

Mit 6 Textabbildungen.

Preis 6 M.

Der Anbau des Getreides mit neuen Hilfsmitteln.

Von

Geh. Hofrat Professor **Dr. C. Kraus,** München.

Mit 6 Textabbildungen.

Preis 2 M. 40 Pf.

Kurze Anleitung in die Technik der Getreidezüchtung.

Von

Professor **Dr. L. Kießling,** Weihenstephan.

Mit 13 Textabbildungen.

Preis 1 M. 20 Pf.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung.

Digitized by Google

UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY,
BERKELEY

THIS BOOK IS DUE ON THE LAST DATE STAMPED BELOW

Books not returned on time are subject to a fine of 50c per volume after the third day overdue, increasing to $1.00 per volume after the sixth day. Books not in demand may be renewed if application is made before expiration of loan period.

OCT 20 1922

10m-4,'23

Digitized by Google

515311

QH431
G6

BIOLOGY
LIBRARY
G

UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY

DEPARTMENT OF
GENETICS

PROPERTY OF
UNIVERSITY
OF CALIFORNIA
BERKELEY

Digitized by Google